Nicht im Handel

Aus der Dienststelle für forstliche Zoologie an der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem; unter Leitung von Oberreg.-Rat Dr. E. Janisch

Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Nonnenraupen

(*Lymantria monacha* L.)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

genehmigt

von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Arnold Mayer

aus Berlin-Wilmersdorf

Referenten: Oberregierungsrat Dr. E. Janisch
Prof. Dr. A. Seidel
Tag der mündlichen Prüfung: 22. Februar 1939
Tag der Promotion: 25. Januar 1941

1940

VERLAG VON PAUL PAREY IN BERLIN

N 79

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

D 11

Veröffentlicht in „Zeitschrift für angewandte Entomologie“ Band XXVII, Heft 2 u. 3

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Einleitung 158
  a) Aufgabe 158
  b) Material und Methode 159
  c) Erklärung der Ausdrücke und Abkürzungen 163
II. Der physiologische und mechanische Futterwert 164
  A. der wichtigsten Pflanzenarten 164
    a) Buche und Eiche 165
    b) Hainbuche und Lärche 172
    c) Birken 176
    d) Fichte und Kiefer 180
    e) Unterschiede in der Auswirkung des physiologischen und mechanischen Faktors 189
  B. und anderer Nahrung 191
    a) Fichten- und Kiefernkeimlinge 191
    b) Verschiedene Nadelhölzer 194
    c) Alle übrigen Pflanzenarten 196
    d) Samen 202

I. Einleitung

a) Aufgabe

Bei einer Fortpflanzung von Schadinsekten, die den Bestand gerade auf der gleichen Höhe erhält, muß bei der recht großen Vermehrungsziffer der meisten Tierarten der größte Teil der Individuen vor der Eiablage zugrunde gegangen sein — bei der Nonne z. B. etwa 99 % nach Janisch (1938 c). Die Frage ist nun, welche Faktoren diesen großen Prozentsatz abtöten, bzw. welche von ihnen mehr oder weniger ausfallen, wenn eine Massenvermehrung eintritt. Die überlebenden Tiere sind natürlich, physiologisch gesehen, die gesündesten. Wenn nun die Konstitution auch dieser besten Tiere bei den einzelnen Insektenvorkommen wechselt, ist damit ein Grund für Schwankungen in der Populationsdichte gegeben. Die andere Ursache liegt in den Umweltsbedingungen, die sich aus verschiedenen und ineinander spielenden Faktoren zusammensetzen. Als die wichtigsten gelten das Klima, die Nahrung, tierische Feinde und Krankheiten.

Während nun über den unmittelbaren Klimaeinfluß, insbesondere von Temperatur und Luftfeuchtigkeit in den letzten Jahren zahlreiche Untersuchungen an vielen Objekten angestellt worden sind, griffen die Bearbeiter aus dem Komplex der Ernährungsbedingungen im allgemeinen nur das Problem des Hungers auf. Lediglich über die Auswahl verschiedener Futterpflanzen durch einige polyphage Arten wurden eine Reihe von rein praktischen Beobachtungen gemacht. Als Beispiel hierfür seien die Veröffentlichungen von Mosher (1915) und Grevillius (1905) genannt. Um jedoch ein einwandfreies Bild von dem für eine Art typischen Verhalten zu bekommen, ist es auch hier notwendig, die Tiere in groß angelegten und in jeder Umweltbeziehung festliegenden Versuchen vom Ei ab zu ziehen und hierbei den Nahrungseinfluß auf alle physiologischen Merkmale der Entwicklung genauer zu verfolgen. So hat Titschack (1926) die Auswirkungen verschiedener Futterqualität bei der Kleidermotte untersucht.

Aus dem hiesigen Laboratorium ist vor wenigen Jahren eine kurze Arbeit von Maercks (1935) über den Nahrungseinfluß auf die Entwicklung der Nonnenraupe hervorgegangen. Es sind dabei eine ganze Reihe von Fragen offen geblieben oder nur angeschnitten worden, die die vorliegenden Untersuchungen klären sollen. Die wichtigsten seien angeführt:

Berücksichtigung der mechanischen Verschiedenheit der Nahrung, die wiederum vom Verlauf des jahreszeitlichen Klimas abhängen kann,

Prüfung aller in Frage kommenden Futterpflanzen, damit in Zusammenhang Einwirkung von „Notfutter“ und verschieden dosiertem Futtermangel,

Untersuchung einzelner Raupenstadien,

Bedeutung des Futterwechsels,

Nahrungseinfluß auf Häutungszahl und Vermehrung,
Ergänzung durch Wahlversuche und Beobachtungen im Freiland.

Ich nehme an dieser Stelle Gelegenheit, Herrn Oberreg.-Rat Dr. E. Janisch für die Anregung und Anleitung zu dieser Arbeit und für die stete Hilfsbereitschaft während ihrer Durchführung herzlich zu danken. Herrn Präsidenten Dr. E. Riehm danke ich für die Erlaubnis zur Benutzung der Einrichtungen der Biologischen Reichsanstalt. Ferner bin ich Herrn Gartenmeister Stenzel vom Botanischen Garten für die Bestimmung einiger Pflanzen zu Dank verpflichtet, ebenso dem Reichsamt für Wetterdienst für Einsichtnahme in noch unveröffentlichte phänologische Angaben seines Beobachternetzes.

b) Material und Methode

Die Versuche wurden im Lauf von zwei Jahren (1936 und 1937), durchgeführt. Das 1936 verwendete Eimaterial stammte aus dem Nonnenschadgebiet der Rominter Heide in Ostpreußen, in dem die Gradation gerade ihren Höhepunkt erreicht hatte. Zwecks einheitlichen Ausgangsmaterials wurden alle Eier gründlich gemischt. Die Überwinterung erfolgte in einem Kälteraum von 1—3°. Im Frühjahr wurden die Eier je nach Bedarf in 22° gebracht und nach der Methode von Janisch (1936) mit 2 prozent. Kalilauge desinfiziert, da frühzeitige Schlüpfversuche zum Teil starken Polyederbefall gezeigt hatten. Der Schlüpfakt erfolgte in 4 bis 5 Tagen zu 97% aller befruchteten Eier.

Anfang August 1936 wurden zahlreiche Falter aus einem stark beflogenen Jagen der Schorfheide bei Berlin eingefangen und bei Zimmertemperatur zur Kopula gebracht, soweit sie nicht schon geschehen war. Die abgelegten Eier wurden alle 24 Stunden abgesammelt. Für die vorliegenden Versuche des Jahres 1937 reichte das am ersten Tag gewonnene Eimaterial aus. Es war also gleich alt und stammte aus einem lokalen Bezirk der Verbreitung. Am 8. Oktober kam es in 14°, eine Woche später in den Kälteraum. Obwohl hier keine Polyedrie beobachtet wurde, wurden zur Sicherheit auch diese Eier desinfiziert. Das Schlüpfen trat in 22° zu mindestens 95% in 7—9 Tagen ein. Für die Winterversuche 1936/37 fand auch schon dieses Material Verwendung. Wegen der noch zu kurzen Diapause begannen die Räupchen hier erst nach 11—12 Tagen zu schlüpfen und zeigten eine große Variationsbreite.

Sämtliche Tiere wurden nach der Zwölferschen von Janisch (1933) verbesserten Deckelschalenmethode über KNO_3, d. h. nahe ihrem Feuchtigkeitsoptimum bei 96,5% in 11° bis zu 91% in 31° gehalten. Die Butterdosen waren mit Glasbatist überspannt, der bei hungernden Raupen mit Drahtgaze überdeckt war, da diese Tiere auch den Glasbatist gefressen hätten. Der innere Gefäßrand war mit Vaseline bestrichen, um das Hochkristallisieren des Salzbreis am Schalenrand hinauszuzögern.

Um den Nahrungswert der Futterpflanzen im einzelnen ausfindig zu machen, genügt die Haltung der Tiere unter nur einer und besonders einer dem Optimum angenäherten Bedingung nicht. Die physiologischen Aus-

wirkungen verschiedener Ernährung müssen vielmehr in Verbindung mit abstufbaren Zweitfaktoren betrachtet werden.[1])

Für meine Versuche habe ich die Temperaturreaktion zu Hilfe genommen, zumal da sie durch die Untersuchungen von Janisch (1933) und Zwölfer (1933/34) für die Nonne genauer bekannt geworden ist. Es wurde im ganzen mit acht Temperaturstufen gearbeitet: 11, 14, 16,5, 19, 22, 27, 29 und 31°, die jedoch nicht alle für jede Versuchsreihe benutzt wurden. Besondere geräumige Kammern mit regulierter Heizung, die bereits mehrfach beschrieben worden sind (Janisch [1933 b]) — nur 11° wurde in einem Brutschrank erzeugt — sorgten dafür, daß nennenswerte Temperaturschwankungen vermieden wurden.

In der vorliegenden Arbeit bediente ich mich nun zweier verschiedener Methoden der Aufzucht. Unter Durchzucht verstehen wir im folgenden die fortlaufende Zucht einer Raupenpopulation an einer Futterart und in einer konstanten Temperatur, in welche die Tiere nach dem Schlüpfen in 22° gebracht werden. Diese Eiraupen wurden alle 24 Stunden abgesammelt, wobei Nachzügler nicht mehr verwendet wurden. Sonst war mit der an sich schon sehr geringen Variationsbreite in der Schlüpffolge keine verschiedene Konstitution der Versuchstiere verbunden, wie Kontrollzuchten ergaben. — In der Stadienprüfung wurde dagegen nur ein bestimmter Lebensabschnitt, nämlich die Zeit zwischen zwei aufeinander folgenden Häutungen untersucht. Die Tiere dieser Versuche wurden zunächst an einem einheitlichen Vorfutter gehalten, und zwar in der optimalen Temperatur von 22° (= Stammzucht) nach der beschriebenen

[1]) Nach Abschluß dieser Arbeit veröffentlichte H. Sattler Untersuchungen über „Die Entwicklung der Nonne in ihrer Abhängigkeit von der Nahrungsqualität" (Z. f. ang. Ent. 25, 4, S. 543—586, 1939). Der Verfasser zog Raupen an mehreren Futterarten bis zum Falter auf, jedoch nur in einer Versuchstemperatur, die wiederum zwischen den einzelnen Versuchsreihen Unterschiede bis zu 5 und 6° C im Mittel aufwies. Das sind Schwankungen, die die Auswirkung der verschiedenen Futterqualität vollkommen überdecken können. Eiche, Lärche und Fichte sind daher z. B. bei Sattler scheinbar von gleicher Wirkung. Ein Vergleich mit meinen Ergebnissen, die sich auf Versuche in mehreren und konstanten Temperaturen stützen, ist infolge dieser anders gearteten Versuchsbedingungen kaum möglich. Sattlers Unterordnung von Buche und Apfel (S. 573) erscheint mir nicht ganz berechtigt. Sie gründet sich auf die höhere Sterblichkeit, die aber bei Apfel auf dem Anteil der Polyedrie, bei Buche höchstwahrscheinlich auf dem mechanischen Faktor beruht, wie ausführlich in meiner Arbeit gezeigt wurde. Im übrigen stellte Sattler keine systematischen Untersuchungen über den Einfluß der mechanischen Beschaffenheit und Veränderung der Nahrung an. Für Kiefer und besonders Erle findet auch Sattler heraus, daß sie ungeeigneter als alle vorgenannten Futterarten sind. Versuche mit Hainbuche, Birke und Tanne schlugen überraschenderweise fehl, was auf methodischen Fehlerquellen beruhen muß, wie Sattler selbst andeutet. — Auch Sattler nimmt übrigens auf Grund seiner Befunde an, daß die Anzahl der Raupenstadien wenigstens bei den Weibchen von der Qualität der Nahrung abhängt, indem bei schlechterem Futter wie Kiefer, Erle (und Fichte!) mehr Larvenstadien durchlaufen werden (S. 556).

Schalenmethode, um jede Schädigung auszuschließen. Auch war hier, abgesehen von den Futterwechselversuchen, als Vorfutter eine möglichst günstige Nahrung am Platze (Eiche), die 0% Sterblichkeit und eine denkbar geringe Variationsbreite in der Häutungsfolge gewährleistet. Für das Stadium I fällt natürlich Stadienprüfung und Durchzucht zusammen. Janisch (1933) und Maercks (1935) zogen durch; Zwölfer (1934) verteilte die Stadien. Auf die nicht immer beachteten Unterschiede, die sich durch diese verschiedene Versuchsanordnung ergeben, werde ich bei den Futterwechselversuchen u. a. zurückkommen (Kap. IV), wo sie die größte Rolle spielen. An dieser Stelle muß aber bereits darauf hingewiesen werden, daß in jeder Stadienprüfung beim Übergang in tiefere Temperaturen eine besonders große Variationsbreite in den Häutungen entsteht, da der Teil der Tiere, der sich in 22° bereits am Beginn der 24-Stundenzeit gehäutet hat, eine dieser Temperatur gemäße, also „zu schnelle" Entwicklung durchgemacht hat. Geisthardt (1937) hat hierauf aufmerksam gemacht. Schon aus diesem Grunde ist ein Vergleich mit den entsprechenden Werten aus Durchzuchten mit Schwierigkeiten verbunden.

In meinen Durchzuchten betrug die Tierzahl am Beginn jeden Versuchs 35 Stück, in jenen, wo die Entwicklung bis zum Falter und zur Eiablage verfolgt wurde (Kap. V), durchschnittlich 45 Stück. Nach Abzug der wenigen von Polyedrie befallenen Zuchten kamen hier insgesamt rund 4500 Raupen zur Einzelbeobachtung. Bei Stadienprüfungen wurden je nach der Höhe des Stadiums mindestens je 20—35 Tiere angesetzt. Zur Beobachtung gelangten hier bis zum Abschluß der Untersuchungen über 7000 Raupen. In allen Versuchen wurden die Tiere mindestens einmal täglich zur gleichen Zeit auf eingetretene Häutungen und Todesfälle hin kontrolliert.

Um feinere Unterschiede bei bestimmten Stadienprüfungen noch zu erfassen, wurde zunächst in 22° auch eine häufigere Kontrolle — in 12stündigen Abständen — vorgenommen, und zwar morgens und abends. Dabei ergab sich die überraschende Tatsache, daß diese beiden Kontrollen einzeln nicht zu verwerten waren. In sämtlichen 10 Versuchen einer Versuchsreihe mit Stadium III fanden überwiegend Häutungen statt, die im Laufe des Tages vor sich gingen. Sie übertrafen an Zahl diejenigen, die nachts erfolgten, um das 1,5—7fache. Um ein Zufallsergebnis konnte es sich nicht handeln, da Futteranordnungen mit zeitlich genügend differierenden Auswirkungen getroffen waren. Es lag am nächsten, an einen gewissen tageszeitlichen Rhythmus zu denken. Wenn dies richtig war, mußte er auch in allen anderen Temperaturen auftreten. — Bei Gelegenheit der

Tabelle 1

°C	Tierzahl	Häutungen in %		Nicht erfaßt %
		am Tag	nachts	
14	132	47	32,5	20,5
22	105	93	2	5
29	128	41,5	54	4,5

Herkunftsversuche an Kiefer und Fichte (S. 187) mit Stadium IV wurden in 14, 22 und 29° in je 6 Versuchen wieder 12stündige Kontrollen morgens und abends vorgenommen:

Die Ergebnisse in den extremen Temperaturen mit Häutungen tags- und nachtsüber beweisen, daß bei den Raupen keine innere Disposition vorliegt, die sie veranlaßt, sich nur am Tage zu häuten. An die Unterschiede in diesen Temperaturen wollen wir keine Folgerungen knüpfen, da im obigen Gesamtergebnis auch Versuche enthalten sind, die ein gegenteiliges Verhältnis zeigen, und der Zufall beim Ansetzen etwas hineinspielen kann. Aber das eindeutig sich wiederholende Ergebnis in 22° ist anscheinend nicht anders zu erklären als durch das tagsüber allein in dieser Temperaturkammer herrschende künstliche Licht. Unabhängig von der Temperaturhöhe, die ja stets konstant gehalten wurde, löst es offenbar bei den morgens vor der Häutung stehenden Tieren die Häutung selbst schneller aus. Beachtung verdient in diesem Zusammenhang vielleicht, daß die durchschnittliche Zeitspanne vom Stadium „vor der Häutung" (wo die Raupe die alte Kopfkapsel vorgeschoben hat und bewegungslos an einem Fleck sitzt) bis zur Häutung selbst in 22° gerade etwa einen Tag = 24 Stunden beträgt, in 29° weniger, vielleicht 18 Stunden und in 14° zwei Tage und darüber (bei hohen Stadien). — Aus den Beobachtungen in 22° ist keine Fehlerquelle für die übrigen Versuche abzuleiten, da diese, soweit sie verglichen wurden, stets zur gleichen Tageszeit angesetzt und kontrolliert wurden.

Die Fütterung erfolgte mindestens einmal täglich — in den hohen Temperaturen oder, wenn es sonst not tat, zweimal —, und zwar in der von Maercks beschriebenen Weise: Die Zweige, bzw. Blattstiele wurden in mit Wasser gefüllte Röhrchen gesteckt und mit Plastilin abgedichtet. Nur Blütenpollen, Früchte aller Art und für höhere Raupenstadien die Nadeln konnten ohne diese Hilfsmittel zur Frischhaltung gegeben werden.

Soweit die Polyederkrankheit überhaupt in den Versuchen auftrat, war sie wohl sekundär aus anderen laufenden Versuchen eingeschleppt worden und konnte durch sorgfältig getrennte Behandlung auf die betroffenen Zuchten beschränkt werden. Zur Auswertung eignen sich diese Versuche jedoch nicht. Es konnte zwar mehrfach festgestellt werden, daß die Unterschiede der Futterqualität sich durch das Hinzutreten der Polyedrie verstärkt äußerten, und die Beziehungen zwischen dieser Krankheit und der Nahrung sind damit keineswegs erschöpft. Es müssen aber erst Methoden gefunden werden, die eine gleichmäßige und kontrollierbare Infektion gewährleisten. Im hiesigen Laboratorium wird zur Zeit eingehend an diesen Fragen gearbeitet.

Selbstverständlich können aus Raummangel nicht alle Zahlenergebnisse der wichtigsten, geschweige denn sämtlicher Versuche gegeben werden. Zur besseren Veranschaulichung ist manchmal eine graphische Darstellung gewählt worden. Tabellen wurden aufgestellt, wenn ihr Inhalt eine zeichnerische Wiedergabe nicht lohnte oder nicht zuließ. Auch hier müssen wir uns oft auf Beispiele beschränken, indem ein bezeichnender Fall oder eine Gruppe von Fällen ausgewählt wurde aus vielen. Bei der Wertung des Futtereinflusses wurden aber natürlich sämtliche vorliegenden Versuche einbezogen.

c) Erklärung häufig vorkommender Ausdrücke und Abkürzungen

Durchzucht = Durchziehen einer Raupenpopulation von der Eiraupe ab an einer Futterart und in einer Temperatur bis zum Falter oder wie vermerkt,

Stammzucht = große Raupenpopulation an einem Futter in 22°. Durchzucht bis zum Ansetzen der einzelnen Stadien,

Stadienprüfung = Prüfung eines bestimmten Raupenstadiums bei eventuellem Wechsel von Temperatur und Futter,

Vorfutter = das Futter in der Stammzucht,

Nachfutter = das Futter in den Stadienprüfungen einschl. der Futterwechselversuche.

Futterwechselversuche:

Futterwechsel = anderes Vorfutter als Nachfutter,
positiver Futterwechsel = schlechteres Vorfutter, besseres Nachfutter,
negativer Futterwechsel = besseres Vorfutter, schlechteres Nachfutter,

Dauerfutter = gleichbleibendes Futter als Vergleich zum Futterwechselversuch,

Endstadium = Das letzte Raupenstadium vor der Verpuppung,
Stadien: I (Eiraupenstadium), II, III, IV, V, VI, VII, VIII, IX,
Häutungen: 1., 2., 3., 4, 5., 6., 7., 8. Häutung,
Bu Buche, *Fagus silvatica* L.,
E Eiche, *Quercus robur* L.,
H Hainbuche, *Carpinus betulus* L.,
L Lärche, *Larix decidua* Miller,
B Birke, *Betula papyracea* u. a.,
Bv Birke, *Betula verrucosa* Ehrh.,
Bp Birke, *Betula pubescens* var. *carpatica* W. u. K.,
F Fichte, *Picea excelsa* Link,
K Kiefer, *Pinus silvestris* L.,
Fk Fichtenkeimlinge, Kk Kiefernkeimlinge,
El Eicheln,
j bei Laubbäumen: junge Triebe (z. B. Ej),
a bei Laubbäumen: altes Laub (z. B. Ea),
j bei Nadelbäumen: diesjährige Nadeln (z. B. Fj),
a bei Nadelbäumen: vorjährige oder noch ältere Nadeln (z. B. Fa),
— vor, besser als,
> mehr als, über,
< weniger als, unter,
± mehr oder weniger.

II. Der physiologische und mechanische Futterwert

A. Die wichtigsten Pflanzenarten

Die nach ihrer Verbreitung wichtigsten Waldbäume, die als Fraßpflanzen für die Nonne in Betracht kommen, sind von den Nadelhölzern Kiefer, Fichte, Tanne und Lärche, von den Laubhölzern Buche, Eiche, Birke, Erle und Hainbuche.

Im Jahre 1936 wurden in 6 bis 7 Temperaturstufen: 11, 14, 19, 22, 27, 29 und 31° Raupen an Bu, E, K, F und B (*Betula papyracea*, da keine einheimische Birke zur Verfügung stand) bis zum Stadium IV durchgezogen, außerdem an H, L und Heidelbeere als verbreiteter Unterwuchsart. Die Tiere an den drei letztgenannten Futterarten wurden jedoch zum größten Teil von Polyedrie heimgesucht, so daß sie nicht mit den übrigen vergleichbar sind. Daher wurden 1937 neue Versuche mit H und L durchgeführt, ferner auch die Versuche mit K und F wiederholt, da sich Widersprüche zu den Ergebnissen von Maercks gezeigt hatten, und schließlich konnte noch die Weißbirke dazu genommen werden: Bv. An K, F und Bv wurden die Tiere in 22 und 27° bis zur Verpuppung gehalten. Dazu traten noch zwei E-Durchzuchten in diesen Temperaturstufen (Kap. V).

Um uns zunächst einen allgemeinen Überblick über die Reihenfolge der

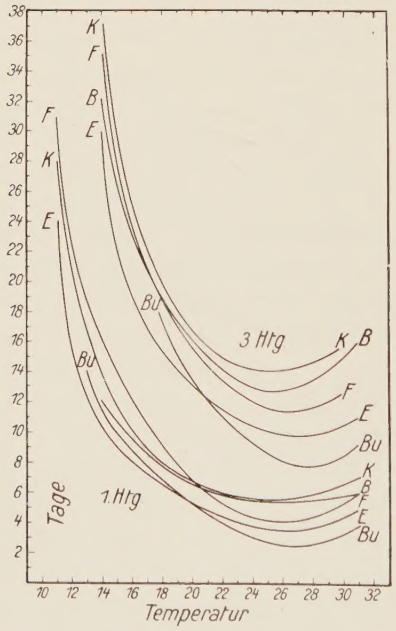

Abb. 1. Früheste 1. und 3. Häutung bei Durchzucht an verschiedenen Futterarten und in verschiedenen Temperaturen. Sommer 1936

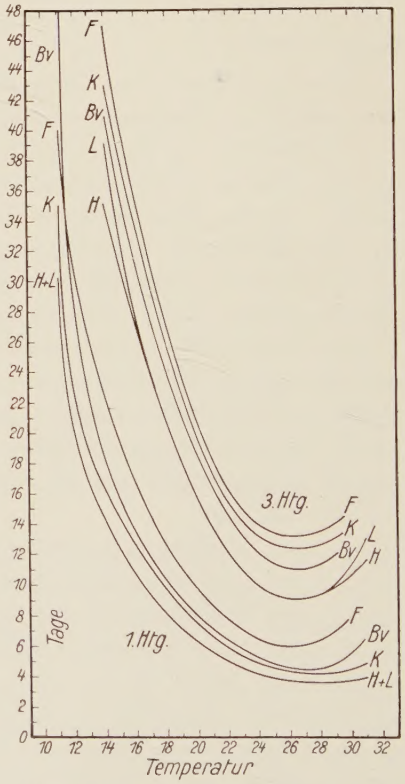

Abb. 2. Früheste 1. und 3. Häutung bei Durchzucht an verschiedenen Futterarten und in verschiedenen Temperaturen. Sommer 1937

Hauptfutterarten bezüglich ihres Nahrungswertes zu verschaffen, sind in Abb. 1 und 2 die Entwicklungsdauertemperaturkurven für den Beginn der 1. und 3. Häutung aufgezeichnet. Mit den Ersthäutern erfassen wir die gesündesten Tiere jeder Population. Ihre Entwicklungsdauer stellt den für diese Population möglichen Höchstwert unter den gegebenen Bedingungen dar. Verbindet man nun alle diese Zeitpunkte in den einzelnen Temperaturen, so zeigen die entstehenden Kurven den Typus von Kettenlinien mit einem deutlichen Entwicklungsminimum, das mit der früher vielfach verwendeten Hyperbel nicht wiedergegeben werden kann. Es deckt sich jedoch nicht mit dem Optimum für die Nonne, das nach Janisch (1938) mit 21,5° anzusetzen ist. Dadurch bekommt die Kettenlinie einen asymmetrischen Charakter. Je nachdem nun, wie stark zusätzliche Schädigungen einwirken, rückt das Minimum mehr zum Optimum hin. Um zwei extreme Beispiele auszuwählen, liegt das Minimum in Abb. 2 bei der 1. Häutung am guten Futter H bei etwa 27°, an der schlechteren F aber höchstens bei 26°. Für die 3. Häutung in Abb. 1 beträgt es bei E wieder 27°, bei K jedoch schon 25°.

Die Versuche beider Jahre sind getrennt dargestellt, da sie bei der verschiedenen Herkunft des Eimaterials nicht ohne weiteres miteinander verglichen werden dürfen. Der Übersichtlichkeit halber wurde auf die Darstellung der 2. Häutung ebenso wie auf die der Beobachtungspunkte verzichtet. Man sieht auf den ersten Blick, daß die Kurven 1936 viel flacher verlaufen als 1937. Die Tiere des zweiten Jahres benötigten also in schädigenden Temperaturen eine besonders lange Entwicklung. Diese Erscheinung braucht nicht unbedingt auf einer schlechteren Konstitution des Eimaterials aus der Schorfheide zu beruhen, sondern ist vielleicht auf eine zu kurze Dauer der Überwinterung zurückzuführen. Sie begann im Winter 1936/37 unnatürlich spät und bewirkte daher auch im Frühjahr eine Verschiebung der Schlüpftermine um 3—4 Tage gegenüber dem Vorjahr (S. 159). Es liegen zu wenig Testversuche vor, um eine Entscheidung in dieser Frage zu treffen. Die Zusammenhänge zwischen Konstitution und Diapause werden zur Zeit im hiesigen Laboratorium bearbeitet, und es ist hier nicht die Aufgabe, näher darauf einzugehen.

Wir wollen nun im einzelnen die Futterarten genauer besprechen, indem wir mit den günstigsten beginnen. Das sind also jene, an denen der früheste Häutungsbeginn erzielt wurde.

a) Buche und Eiche

Die Kurven dieser beiden Futterarten in Abb. 1 schneiden sich nahe bei 20° sowohl bei der 1. wie der 3. Häutung. In allen höheren Temperaturstufen häuteten sich die Tiere an Bu früher, während in den tieferen E günstiger war. Diese Umkehrung des Verhältnisses beruht auf dem wechselnden Einfluß zweier Faktoren. Die Wirkung des physiologischen

Nahrungswertes kommt nämlich uneingeschränkt nur in dem Temperaturbereich zum Ausdruck, in dem die Entwicklung der Raupen mit der Ausbildung der Vegetation Schritt hält. In niedrigeren Temperaturen, wo die Entwicklung der Tiere langsamer vor sich geht, trat inzwischen eine Verhärtung der Buchenblätter ein, die bei jungen Stadien als Schadfaktor die Entwicklung noch mehr verzögerte und schließlich den Tod herbeiführte. Bei der Bedeutung dieses mechanischen Einflusses ist es notwendig, ihn gesondert von dem eigentlichen physiologischen Nahrungswert zu betrachten.

Gehen wir zunächst dem rein physiologischen Problem nach, so erkennen wir, daß der Vorsprung des Bu-Futters bis zur 3. Häutung beträchtlich wächst. Denn der Abstand der beiden Futterkurven im Temperaturbereich oberhalb von 22° hat sich noch vergrößert. Sterblichkeit trat hier abgesehen von 31° überhaupt nicht auf, und die Variationsbreiten waren bei den Häutungen der Populationen ziemlich übereinstimmend (vgl. Tab. 9).

In 14° — und damit kommen wir auf den mechanischen Faktor zurück — haben wir eine Verzögerung des Stadiums I und eine Variationsbreite in den Häutungen von 5 Tagen gegenüber 4 an E. In 11° erreichte schon kein Tier mehr die 1. Häutung, so daß die Kurve vorher abbricht. Doch zögerte sich der Tod bei den meisten lange hinaus. Als im zum Vergleich angesetzten Hungerversuch mit dem 22. Tag alle Raupen abgestorben waren, lebten hier noch 24%, und das letzte Tier starb erst am 59. Tag. Zum nächsten Stadium III vermochte sich auch in 14° nur noch ein Tier am 19. Mai zu häuten, während alle übrigen in der Zeit vom 26.—30. Mai starben. Auch die einzige IIIer starb bald, so daß die Kurve für die 3. Häutung sogar nicht einmal mehr bis 14° gelegt werden kann. Dadurch, daß sich jetzt auch eine Verzögerung um einen Tag in 19° bemerkbar macht, verlagert sich der Schnittpunkt mit der E-Kurve in der Abbildung um 0,5° höher.

Nun ist auch die von Maercks in 14° für Bu im Raupenstadium II festgestellte hohe Sterblichkeit erklärt (1935 S. 182). Sie beruht wohl nicht, wie er vermutete, auf abweichender Konstitution der Versuchstiere, sondern ebenso wie hier auf dem Härtefaktor dieser Nahrung (vgl. auch Kap. Va Abb. 15).

Vom 28.—29. Mai angesetzte Ier in 19, 27 und 29° starben sämtlich, obwohl sie anfangs noch gefressen hatten. Um die gleiche Zeit angesetzte IIer starben ebenfalls, während sich IIIer weiter entwickelten. Das letzte Stadium wurde dann noch einmal Mitte Juni in verschiedenen Temperaturen angesetzt. Nun starben auch diese Tiere, außer in 22°. Hier waren jedoch die wenigen Überlebenden, die sich gehäutet hatten, anormal klein geblieben. Die Tatsache, die uns noch häufiger begegnen wird, daß unter sehr ungünstigen Bedingungen nur in 22° einzelne Raupen zur Häutung gelangen, ist eine Bestätigung dafür, daß ungefähr hier das Temperatur-

optimum für die Nonnenraupe liegt. Das konnte Janisch (1938b), wie eingangs erwähnt, für 21,5° zeigen.

Alle diese Versuche, wo Tiere am Bu-Futter zu einem Zeitpunkt des Jahres starben, wo sie auch im Freiland noch nicht weiter gelangt waren (vgl. Tab. 46), ließen vermuten, daß hier ein praktisch wichtiges Moment vorlag. Vor allem galt es, die Zeitspanne festzulegen, die nach dem Ausschlagen der Bäume vergeht, bis für bestimmte Raupenstadien keine Häutungen mehr möglich sind. Dieser Wert wird sich in jedem Jahr weniger ändern als der absolute Zeitpunkt für das Wirksamwerden des mechanischen Faktors. Denn dieser Termin verschiebt sich je nach der Witterung und damit dem Vegetationsbeginn des betreffenden Jahres, worauf schon die verschiedenen Laboratoriumsergebnisse einzelner Jahre hindeuteten. Doch setzt er fast schlagartig ein. Es spielte nämlich schon eine entscheidende Rolle, wie auch Freilandbeobachtungen (siehe unten) ergaben, ob eine Buche ein paar Tage früher oder später ausgeschlagen hatte als eine andere.

Es wurden daher 1937 zwei Bäume zur Fütterung benutzt, von denen Nr. 1 besonders früh, am 21. April, getrieben hatte, Nr. 2 besonders spät, am 29. April 1937.

Stadium I. Vom 12.—15. Mai wurden Raupen I in vier Temperaturen mit dem Laub dieser beiden Pflanzen angesetzt. Sie starben sämtlich. Jedoch deutet in der Tab. 2 die stets größere Variationsbreite der Sterblichkeit (das ist die Zeitspanne vom ersten bis zum letzten Todesfall) an Bu 2 darauf hin, daß dieses Futter doch noch besser angenommen wurde.

Tabelle 2

Stadium I		Variationsbreite der Sterblichkeit in Tagen		
angesetzt	°C	Bu 1	Bu 2	Hunger
12. 5.	19	4	8	4
14. 5.	22	6	8	3
11. 5.	27	3	5	3
15. 5.	31	3	6	3

Auch das Laub von Bu 1 konnte im Optimum (22°) noch das Leben der Tiere etwas verlängern im Vergleich zu total Hungernden. Dennoch müssen wir feststellen, daß mindestens 2 Wochen nach dem Ausschlagen der Buchen das Laub so hart geworden ist, daß es keine Häutungen der Eiraupen mehr ermöglicht.

Stadium II. Am 17. Mai wurden nun IIer in 29° angesetzt. Der Anteil der Häutungen, die an Bu 2 früher einsetzten, betrug dort 22,5%, an Bu 1 nur 3%. Vergleichen wir damit die Versuche des Jahres 1936, wo nach phänologischen Erhebungen die Buche in der hiesigen Gegend durchschnittlich 6 Tage später ihr Laub entfaltete, also kaum vor dem

1. Mai getrieben hatte, Ende Mai angesetzte IIer aber sämtlich starben, so können wir sagen, daß nach gut 4 Wochen die Blätter gerade die Härte erreicht haben, die vom Raupenstadium II nicht mehr bewältigt werden kann.

Stadium III. Eine weitere Woche später, am 24. Mai, wurden schließlich IIIer in 29° angesetzt. Sie häuteten sich an Bu 2 zu 32,5%, an Bu 1 zu 8,5%. Wenn auch zu berücksichtigen ist, daß es sich hier um eine auf die Dauer schädigende Temperaturhöhe handelt, die nur gewählt wurde, um den Versuch wegen der Veränderlichkeit des Futters schneller abzuschließen, so müßten sich doch normalerweise alle Tiere bei einer Stadienprüfung, wie sie hier vorlag, noch zum nächsten Stadium häuten (vgl. Tab. 3). Auch für das Stadium III ist das Futter demnach nicht mehr optimal. Gleichwohl vermochten sich selbst im Juli 1936 noch die meisten IIIer in 22° an alten Blättern zu halten, wie später bei Abb. 7 noch besprochen wird, so daß für dieses Stadium Bu kein gänzlich unzureichendes Futter wird.

Tabelle 3

Stadium IV		Häutungen in Tagen (Variationsbreite)	Häutungen in %	Häutungen nach Tagen	Häutungen in %	Häutungen nach Tagen	Häutungen in %
14	E	9—18 (9)	100	10	17	13,5	70
	Bu	9—18 (9)	100	10	17	13,5	70
16.5	E	7—19 (12)	100	7,5	40		
	Bu	7—13,5 (6,5)	96	7,5	40		
22	E	3,5—7 (3,5)	100	5	80		
	Bu	3,5—10 (6,5)	83	5	74		
31	E	3—5 (2)	100	3,5	50		
	Bu	3—4,5 (1,5)	96	3,5	52		

Für das IV. und die weiteren Stadien liegen Stadienprüfungen vor, die allerdings erst Ende Juli angesetzt wurden. Für diese Raupen ist auch um diese späte Jahreszeit ein mechanischer Einfluß des Futters kaum vorhanden, es sei denn, daß man die geringfügige Sterblichkeit in 16,5 und 31° auf sein Konto setzt (Tab. 3). Die schwächsten Tiere, die sich zuletzt gehäutet hatten, starben. Daraus erklärt es sich, daß die Variationsbreiten in den Häutungen an Bu nun gegenüber E verkürzt sind. In 22° war die Sterblichkeit an Bu mit 17% für diese Temperatur viel zu hoch. Trotzdem bleibt hier die Variationsbreite größer als an E. Beide Erscheinungen sind bezeichnende Auswirkungen der Polyedrie, die in diesen Versuch eingedrungen war. Während sie einen Teil der Raupen zum Absterben brachte, verzögerte sie bei einem anderen zunächst nur die Entwicklung. Im übrigen entsprach die physiologische Eignung des

Bu-Futters derjenigen von E weitgehend, wie in den letzten Spalten die übereinstimmenden Zahlen für den Prozentsatz von Häutungen angeben, die nach einem bestimmten Beobachtungstag an beiden Futterarten eingetreten sind.

An dieser Stelle sei auch auf die Wahlversuche[1]) hingewiesen (Tab. 47). Im Versuch Nr. 1 am 31. Mai wurde Bu 1 und Bu 2 geboten. Bu 2 wurde kaum befressen, Bu 1 noch ziemlich stark. Aber auch an beiden Futterproben zusammen befand sich eine geringere Anzahl von Tieren als an K, F oder Bp, nämlich 11%. Mitte Juni ist die Abneigung der IIIer gegen Bu wohl noch gewachsen, denn im Versuch Nr. 6 sind nur noch 5% der Tiere daran zu finden. Aber hier standen mit E und Bv auch günstigere Futterarten zur Auswahl.

Die Buche gehört zu denjenigen Laubbäumen, die im Gegensatz zu den meisten anderen schon am Beginn der Vegetationsperiode alle Blätter entfaltet. Dadurch werden diese auch gleichzeitig hart, und so können erst die oben geschilderten Verhältnisse entstehen. Immerhin kommt es besonders bei jungen und vorzeitig entlaubten Bäumen vor, daß auch später noch Triebe und Blätter ausgebildet werden. Ich habe diese jungen, weichen Triebe untersucht und gefunden, daß sie im Nahrungswert dem jungen Erstlaub nachstehen, andererseits aber in den beiden ersten Stadien, wo das älter gewordene Erstlaub versagt, Häutungen ermöglichen. Dies war z. B. für Stadium I noch Mitte Juli zu 94% in 22° der Fall. Die Häutungen begannen aber erst am 6. statt am 4. Tag (bei Frühjahrslaub) und waren am 8. Tag beendet. Im praktischen Forstbetrieb spielt diese Möglichkeit allerdings wohl kaum eine Rolle.

Es verdienen nun noch die Beobachtungen herangezogen zu werden, die im Freiland gemacht wurden (vgl. auch Tab. 45, 46). Am 18. Mai 1936 waren die Nonnenraupen am weitesten vorgeschritten in der Entwicklung an Bu. Als Kontrollpflanze diente eine junge Buche, die sich allein als Unterwuchs inmitten von Gras in einem 78jährigen Kiefernbestand befand. 79% von den abgesammelten Raupen befanden sich schon im Stadium II, an allen anderen Pflanzenarten weniger. Am 11. Juni wurden an der Buche nur noch einzelne Raupen bemerkt, die durchweg noch im Stadium II standen. Der Rest der vordem zahlreich vorhandenen Tiere mußte abgewandert sein — aber nicht aus Nahrungsmangel, denn die Pflanze war keineswegs kahl gefressen. An den Kiefern und am Heidelbeerkraut, das stark besetzt war, befanden sich die Raupen zu diesem Zeitpunkt meist im III., zum Teil im II. Stadium.

Am 14. Juni wurde in einer älteren Schonung, in der die allgemeine Entwicklung der Raupen etwas schneller vor sich gegangen war, festgestellt, daß die dort befindlichen Buchen sehr ungleichmäßig besetzt waren. Ein Baum, dessen Besatz an Raupen gezählt wurde (Tab. 46),

[1]) Ihre technische Durchführung ist später (Kap. VI) beschrieben.

war stärker befressen. Die Entwicklung der Tiere an ihm entsprach, abgesehen von einer größeren Variationsbreite, etwa der der übrigen Fraßpflanzen. An den nächsten Beobachtungsterminen, am 19. und 26. Juni, waren alle Buchen stärker befallen. Die Raupenstadien konnten nicht mehr bestimmt werden.

1937 traten ähnliche Verhältnisse ein: Am 19. Mai waren neben E wieder die Tiere an Bu am weitesten gediehen (Tab. 46). Schon am 26. Mai konnten an sämtlichen Buchen kaum noch Raupen aufgefunden werden. Nur die weichen Blättchen einiger junger Bäume machten eine Ausnahme. Die Fraßspuren beschränkten sich auf Löcherfraß zwischen den Blattnerven, wie er nur von Raupen I ausgeführt wird, der also schon weiter zurücklag. Die Raupen standen sonst allgemein im II.—III. Stadium, an E gar nur im III. Stadium. In einem Bu-E-K-Mischbestand waren die Tiere schon etwas weiter. Die Buchen waren hier auch vorläufig noch weniger als die Eichen besetzt. Nur ein Baum war im Wipfel fast kahl gefressen, während seine daneben befindlichen Artgenossen fast unberührt waren. Seine Blätter fühlten sich weicher an und waren noch von frischerem und hellerem Grün, also offenbar später getrieben. Am 2. Juni war das Bild noch unverändert. Es hatte in diesen Tagen starker Wind eingesetzt, der viele Raupen zum Abbaumen veranlaßte. Am 10. Juni waren die bisher verschont gebliebenen Buchen mit Raupen jeden Stadiums stark besetzt, von denen die kleineren in der Hauptsache wohl von Kiefern, die größeren von den Eichen her-

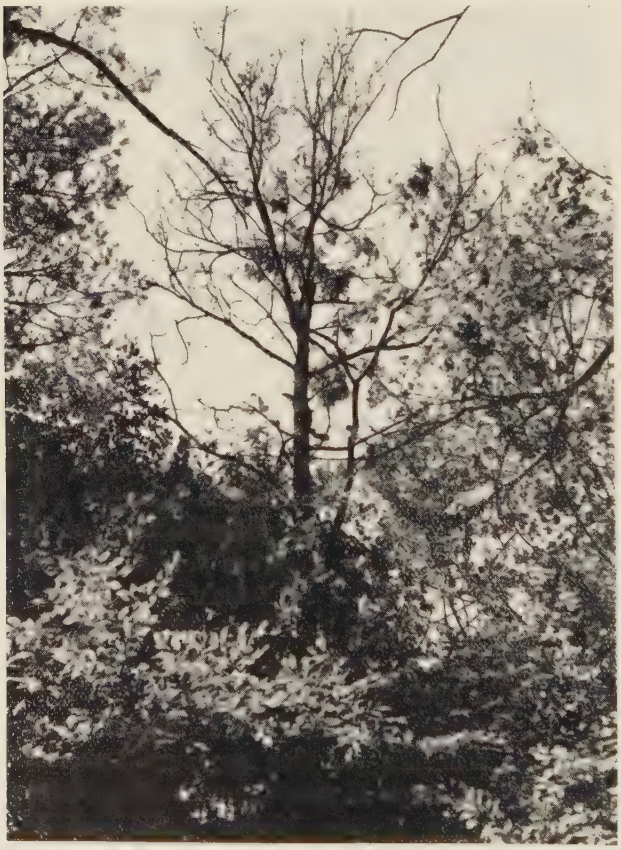

Abb. 3. Nonnenfraß in einem 70—80jährigen Eichen-, Buchen-, Kiefernmischbestand. Forstamt Kremmen. 7. Juni 1937 (Aufn. Janisch)

rührten. Letztere waren inzwischen zum Teil kahl gefressen. Abb. 3 zeigt eine solche kahl gefressene Eiche über Buchen, die sämtlich noch gut im Laub sind. Später hatten sich die Eichen wieder begrünt, dagegen waren nun die Buchen von den älteren Raupen kahl gefressen.

Aus all diesen Beobachtungen geht einwandfrei die Bedeutung des mechanischen Faktors bei dem Buchenlaub hervor. Zunächst vermitteln die frisch getriebenen Blättchen eine rasche Entwicklung der Raupen, die indes nicht mit der Aufnahmefähigkeit des hart werdenden Laubes Schritt hält. So werden die Tiere schon als IIer genötigt, abzuwandern, außer von denjenigen Pflanzen, die verhältnismäßig spät getrieben haben. Erst im IV. Stadium kehren sie an ihre ersten Nährpflanzen zurück, falls sie Nahrungsmangel oder andere Umstände zum Ortswechsel veranlassen. Diese Feststellungen stimmen mit den im Laboratoriumsversuch gefundenen Ergebnissen überein.

Die Eiche treibt während der ganzen Vegetationsperiode ständig neue Schößlinge mit weichen Blättern, die ebensogut wie ihr Erstlaub angenommen werden. Diese Pflanze erwies sich daher als besonders geeignet für die Anlegung der Stammzuchten, die den ganzen Sommer über zur Verfügung stehen mußten. Mit Ausnahme der Futterwechselversuche wurde sie im Sommer ausschließlich als Vorfutter verwendet.

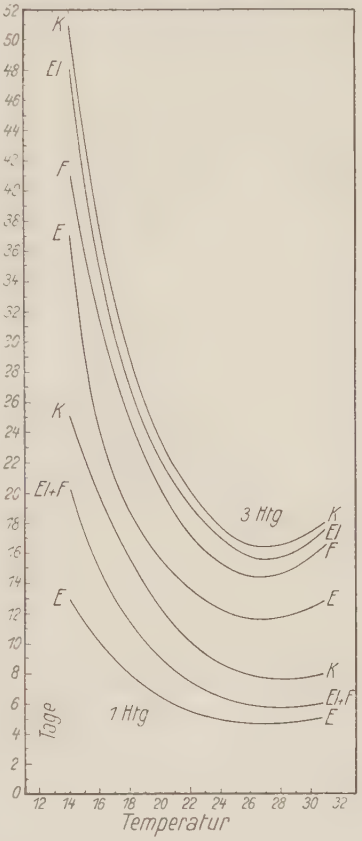

Abb. 4. Früheste 1. und 3. Häutung bei Durchzucht an verschiedenen Futterarten und in verschiedenen Temperaturen. Winter 1936/1937

Auch das Erstlaub der Eiche wird im Lauf des Sommers für die ersten Raupenstadien ungeeigneter. Indessen geht hier der Prozeß der Verhärtung viel langsamer vor sich und nimmt auch nicht die Ausmaße an wie bei Buche, so daß praktisch keine Beeinflussung der Raupenentwicklung stattfindet, wie das schon in Abb. 1 zum Ausdruck kam. Ungünstige Wirkungen begannen sich für das I. Stadium erst Anfang Juni, für das II. Ende dieses Monats zu zeigen, kommen folglich im Freiland nicht in Betracht. Eine vollständige Ungenießbarkeit alter Blätter, d. h. 100% Sterblichkeit der Raupenpopulation unter sonst optimalen Bedingungen tritt selbst für das I. Stadium nicht auf. Trotzdem läßt sich auch im Verhalten des III. Stadiums noch ein bezeichnender Unterschied

zwischen alten und jungen Blättern verfolgen, auf den wir noch in einem besonderen Abschnitt zu sprechen kommen (S. 189 Abb. 7). Umgekehrt scheint für die letzten Stadien allzu weiches Futter unvorteilhaft zu sein. Diese Erscheinung wurde aber nicht näher nachgeprüft. Um etwaige Fehler auszuschalten, wurden diesen älteren Raupen gleichzeitig alte und junge Blätter geboten.

In den Winterversuchen mit Futter von im Gewächshaus getriebenen Pflanzen stand die E-Nahrung physiologisch an der Spitze vor F, El und K. Das zeigt Abb. 4, wo wieder die Entwicklungstemperaturkurven für den Beginn der ersten und dritten Häutung gezogen sind. Bei den Stadienprüfungen, wo E und El gegenübergestellt wurden, stellte sich jedoch ein verschiedenes Verhalten heraus. Je höher nämlich das untersuchte Stadium war, um so mehr nahm der Vorsprung von E ab, um endlich in das Gegenteil umzuschlagen.

Tabelle 4

31° C	Häutungen in Tagen		Sterblichkeit in %	
Stadium	E	El	E	El
I	5—10	6—17	20	28
II	3—11	4—9	6.5	12
III	3—11	3—11	10	5,5
IV	4—7	4—8	12	0
V	7	5—10	67	26

Tabelle 4 gibt Auskunft über die Verhältnisse bei Stadienprüfungen in 31°. Während im Stadium I und II die Häutung noch an E früher begann, auch die Sterblichkeit niedriger war, hielten sich beide Futterarten im III. Stadium die Waage. Im IV. überwog die Sterblichkeit an E, im V. endlich fanden auch die Häutungen später statt (vgl. Kap. V a). Diese Umkehrung kann zum Teil eben auf die lappige Weichheit der Treibhausblätter, aber wohl auch auf den Mehltau zurückgeführt werden, der sich auf ihnen ausgebreitet hatte. Prüfungen mit entsprechenden Ergebnissen fanden in 14, 19, 22 und 29° statt.

b) Hainbuche und Lärche

Von den 1937 untersuchten Futterarten (Abb. 2) erwiesen sich H und L als die besten. Auf Grund der Entwicklungsdauertemperaturkurven, die sich für die erste Häutung decken, erwecken sie den Anschein, als ob kein nennenswerter Unterschied zwischen ihnen bestände. Berücksichtigt man aber auch die schwächeren Tiere der Populationen, so deutet schon der verschieden hohe Sterblichkeitsanteil eine Überlegenheit von H an, wie es Tab. 5 zeigt. Während Sterblichkeit in den Temperaturen nahe dem Optimum noch bei beiden Futterarten fehlte, trat sie in etwas schädigenden Temperaturen zunächst ausschließlich an L auf. In 11 und 31°,

Tabelle 5

	Sterblichkeit in %											
	31° C			29° C	27° C	22° C	19° C	14° C	11° C			
	I	II	III	stets I—III					I—III	I	II	III
H	0	24	67	0	3	0	0	0	54	36,5	10,5	7
L	20	11	63	6	6	0	0	28	71	44	18	9

den Lebensgrenzen der Nonne, wies auch H Todesfälle auf, jedoch wurden sie an Zahl von den L-Tieren übertroffen. Außerdem setzten sie in 31° an L bereits im ersten Stadium, an H erst im zweiten Stadium ein. Abb. 5 gibt nun für alle Durchzuchten, die im Sommer 1937 in 27° gehalten wurden, den genauen Häutungsverlauf jeder Population bis zum Stadium IV an. Wenn die Zahl der Häutungen an manchen Tagen bei zwei oder mehr Populationen die gleiche Höhe erreicht hatte, wurden kleine Kreise statt der Punkte eingezeichnet. Die Sterblichkeit in jedem Stadium ist aus der Differenz zwischen den Endpunkten der aufeinander folgenden Häutungskurven zu entnehmen. Der schrägere Anstieg der L-Kurven läßt nun erkennen, daß trotz Häutungsbeginns am gleichen Tage die weiteren Häutungen weniger schnell aufeinander folgten als bei H. Dieses Verhältnis

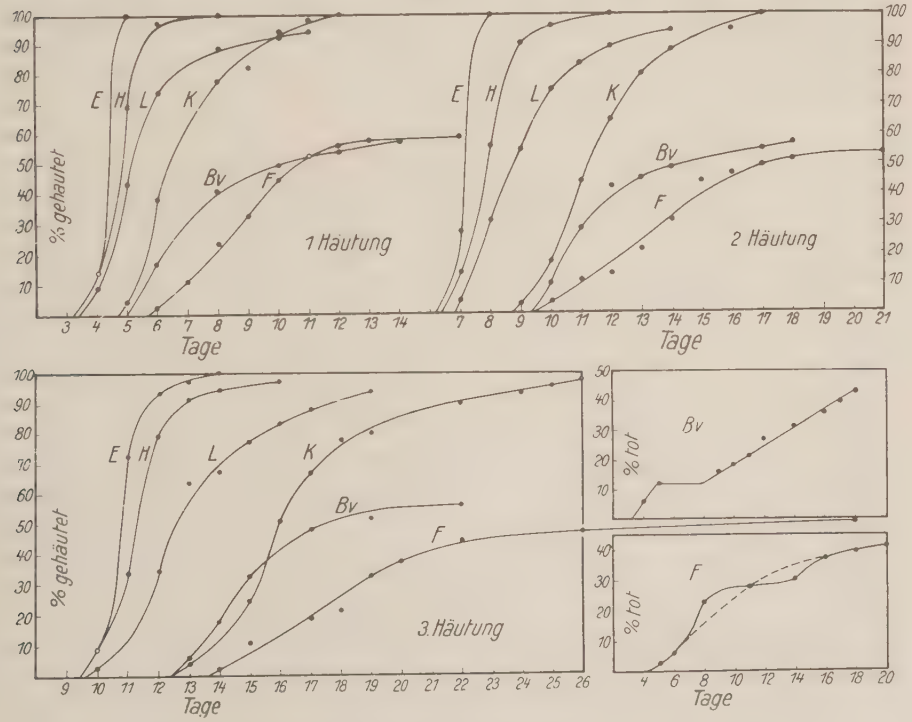

Abb. 5. Die Häutungsfolgen bis zum Stadium IV bei Durchzucht an verschiedenen Futterarten in 27°. Sommer 1937. Beifiguren unten rechts: Die Absterbeordnungen des Stadiums I

war auch für alle anderen Temperaturversuche bezeichnend. Gleichzeitig waren die Variationsbreiten, also die Zeitspannen von der ersten bis zur letzten Häutung innerhalb eines Stadiums beträchtlich größer, wie es Tab. 6 zeigt. In 31° und zum Teil in 14 und 11° erfolgt am Ende wieder eine

Tabelle 6

Stadium	Variationsbreiten der Häutungen in Tagen													
	31° C		29° C		27° C		22° C		19° C		14° C		11° C	
	H	L	H	L	H	L	H	L	H	L	H	L	H	L
I	4	5	4	6	5	8	4	4	7	12	8	23	21	29
II	5	8	4	8	6	8	5	6	7	10	16	41	49	48
III	1	4	5	10	7	10	7	6	7	18	14	38	30	68

Verkürzung der Variationsbreiten. Sie beruht auf der oben erwähnten in diesen Temperaturen auftretenden Sterblichkeit, die bei jungen Raupenstadien im allgemeinen die „Nachzügler“ erfaßt, also die Tiere, die sich ein Stadium zuvor als letzte gehäutet haben. Daß die Werte sonst von Stadium zu Stadium auch an L mehr zunehmen als an H, wird in der Tab. 6 nicht überall deutlich. Beschränken wir uns bei der Festsetzung der Variationsbreiten auf die Zeitspannen, die zwischen 10 und 90 % aller Häutungen liegen — solche Werte sind aus den Kurven der Häutungsfolgen, wie sie in Abb. 5 dargestellt sind, leicht abzulesen — so erhalten wir die Tab. 7, die das Gesagte klarer zeigt.

Tabelle 7

Stadium	Variationsbreiten von 10—90 % der Häutungen in Tagen							
	29° C		27° C		22° C		19° C	
	H	L	H	L	H	L	H	L
I	1,9	3,4	1,4	4,7	1,8	3,0	2,7	7,4
II	2,1	3,8	1,8	5,1	2,0	3,1	3,0	9,4
III	3,5	5,3	2,7	6,7	2,0	4,1	3,5	11,1

31 und 14° sind wegen der Sterblichkeit beiseite zu lassen. Nun ist z. B. in 22° im Laufe von 2 Häutungen an L die Variationsbreite um 1,1 Tage gegen nur 0,2 Tage an H gestiegen. Bei Heranziehung der absoluten Variationsbreite dagegen (Tab. 6) nahm sie an H um einen Tag mehr als an L zu. Worauf beruht das? Die Größe einer Variationsbreite wird — 0 % Sterblichkeit vorausgesetzt — in erster Linie durch das physiologische Verhalten der Späthäuter bestimmt. Diese reagieren wegen ihrer schwächeren Konstitution bekanntlich viel feiner auf Umweltfaktoren. Dieser hinsichtlich der Auswertung an sich günstige Umstand wird jedoch in das Gegenteil verkehrt, wenn auch nur der letzte „Einzelgänger“ in einem Versuch eine etwas anders geartete Konstitution besitzt als das

letzte Tier in einem anderen zum Vergleich gestellten Versuch, was natürlich zufällig leicht der Fall sein kann. So ist gerade die Erfassung der absoluten Variationsbreite mit einer Unsicherheit behaftet, die bei der eingeschränkten Variationsbreite in Tab. 7 durch Berücksichtigung von mehr Tieren weitgehend aufgehoben ist. Etwas anders verhält es sich am Kurvenbeginn mit den Ersthäutern, worauf wir bald zu sprechen kommen (S. 179). Wenn der angeführte Unterschied zwischen L und H auch in 27° an der eingeschränkten Variationsbreite besser sichtbar wird, so beruht das Versagen der absoluten Variationsbreite in diesem Falle nur darauf, daß bereits 6 % der L-Tiere in Stadium I gestorben sind (siehe Tab. 5 und Abb. 5). So fallen hier die schlechtesten Tiere, die an H noch vorhanden sind, für die letzten Häutungen aus. Doch nach Abzug der entsprechenden 6 % an H würde der Unterschied wieder zutage treten.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß der physiologische Unterschied zwischen L und H zunächst vor allem die schwächer veranlagten Tiere trifft. Für Frühhäuter zeigt er sich erst in den Grenztemperaturen und erst vom Stadium II und III an, wie es in Abb. 2 an der stärkeren Aufbiegung der Kurvenäste bei L für die dritte Häutung sichtbar wird.

Daß L seinen Platz auch hinter E einnimmt, finden wir, außer in Abb. 5, beim Vergleich der zwei 1936 nicht von Polyedrie befallenen L-Versuche in 19 und 31° mit den entsprechenden E-Versuchen desselben Jahres, die in Tab. 8 zusammengestellt sind. Häutungsbeginn, Variationsbreiten und die Ziffern für die Sterblichkeit sind an E bedeutend günstiger.

Tabelle 8

		Häutungen in Tagen (Variationsbreiten)			Sterblichkeit in %		
Stadium		I	II	III	I	II	III
19° C	E	6–8 (2)	10–17 (7)	14–21 (7)	0	0	0
	L	7–11 (4)	11–17 (6)	16–29 (13)	0	0	6
31° C	E	5–6 (1)	7–11 (4)	11	7	38	50
	L	5–9 (4)	8–13 (5)	—	33	26	41

H steht demgegenüber E im Nahrungswert schon sehr nahe, wie es aus dem Verlauf der Häutungskurven in Abb. 5 hervorgeht. Hiernach finden die ersten Häutungen fast gleichzeitig statt. Das Unterscheidungsmerkmal bildet auch hier die Variationsbreite, die an H etwas größer ist.

Obwohl den ganzen Sommer über fortlaufend junge Triebe an H hervorgebracht werden, scheinen diese nach neueren Versuchen schon im Lauf des Juni für das erste Stadium ungeeigneter zu werden. Von den späteren Stadien werden sie und auch ältere Blätter ohne Schwierigkeit angenommen. Ihre Qualität blieb aber stets etwas hinter der von E und Bu zurück.

Auch im Freiland blieb eine inmitten stark befressener Buchen und Eichen stehende Hainbuche ziemlich unberührt. Es ist dies wahrscheinlich ein Zeichen dafür, daß unter den hier herrschenden ungünstigeren Bedingungen im Freien die Futterunterschiede viel deutlicher von den Raupen „respektiert" werden.

Für L kommt ein Härterwerden der Nadeln nicht in Betracht. Tiere, die am 30. Mai an alte Kurztriebe gesetzt wurden, wichen nicht im geringsten von den Ende April angesetzten Tieren ab. Dagegen wurden die späten Langtriebe überhaupt nicht angerührt. Warmhaustriebe wurden angenommen.

Zur Beobachtung im Freiland stand nur eine Lärche zur Verfügung. Diese war zunächst normal befallen. Bald war keine Raupe mehr an ihr zu finden. Starker Befall von *Chermes strobilobius*, die die Nadeln mit ihren Ausscheidungen verklebten, hatte wohl die Raupen zur Abwanderung bzw. zum Abbaumen veranlaßt.

c) Birken

1936 stand keine der beiden einheimischen Birkenarten zur Verfügung. Zur Verwendung kamen hier bei der Durchzucht ausländische Bäume und zwar vorwiegend *Betula papyracea* (= B). Ihr Futterwert ist bedeutend geringer als der der bisher besprochenen Laubarten. Nicht nur der Häutungsbeginn war gegenüber diesen stark verzögert, wie in Abb. 1 zu sehen ist. Es trat auch Sterblichkeit auf, und die Variationsbreiten blieben trotzdem noch größer als an E und Bu (Tab. 9). Die nicht dem Schädigungsgrad der einzelnen Temperatur gemäßen Unterschiede in der Sterblichkeit erklären sich aus der Uneinheitlichkeit des verabreichten Futters. In diesem Jahr war auch F als besseres Futter anzusehen. In tiefen Temperaturstufen lagen zwar die Häutungen an F später, so daß wieder eine Überschneidung der Kurven zustande kommt. Das beruht aber, wie wir noch sehen werden, auf der mechanischen Beschaffenheit der Nadeln. K folgte in diesem Jahr nach B.

Tabelle 9

Stadium	Variationsbreiten der Häutungen in Tagen																	
	31° C			29° C			27° C			22° C			19° C			14° C		
	E	Bu	B	E	Bu	B	E	Bu	B	E	Bu	B	E	Bu	B	E	Bu	B
I	3	3	5	3	3	5	2	3	6	3	3	8	3	4	7	5	5	10
II	5	5	5	3	3	6	2	3	6	3	3	6	8	4	9	6	—	12
III	1	0	1	3	6	4	4	4	7	6	6	6	8	5	14	14	—	25
	Sterblichkeit in % an B																	
I	25			55,5			12			3			3			3		
II	48,5			0			0			0			0			0		
III	22,5			0			0			0			0			7		

1937 konnte ich die Zuchten mit der einheimischen *Betula verrucosa* (= Bv) durchführen. Auch diese Birke folgt bis zum IV. Stadium erst nach den übrigen Laubarten und L. In den Grenztemperaturen zeigte sich die Ungunst der Nahrung in dem Steilheitsgrad der Kurve, in 11° erfolgte die erste Häutung erst am 63. Tage. Auffallend hoch war die Sterblichkeit im I. Stadium, abgesehen von 14° sogar höher als an F und K. In den folgenden Stadien nahm sie nicht mehr zu. Für das Ausmaß der Sterblichkeit war es gleichgültig, wann die Eiraupen an das Futter gesetzt wurden. Für die später zu behandelnden Versuche in 22° und 27° ist das zum Beginn des Austreibens der Bäume am 2. Mai, ferner am 13. Mai und 25. Mai geschehen. Aber die Sterblichkeit hielt sich bei jedem Versuch in annähernd gleichen Grenzen. Bei allen Futterarten, bei denen wir sonst eine mechanische Einwirkung festgestellt haben und noch feststellen werden, steigt diese mit dem zunehmenden Alter der Blätter. Im vorliegenden Fall, wo sich die Blätter überhaupt weich anfühlen und mühelos bewältigt wurden, ist der Grund für ihre mangelnde Eignung für das erste Stadium in ihrer physiologischen Beschaffenheit zu suchen, wie auch noch weiter unten begründet werden kann. Übrigens erfolgten an den Fruchtständen der gleichen Pflanze die Häutungen bedeutend früher. Sterblichkeit war allerdings auch vorhanden.

Es gibt jedoch auch Birkenarten, die bald für das Stadium I zu hart werden wie z. B. *Betula lutea*. In Versuchen, die schon am 13. Mai in mehreren Temperaturen angesetzt worden waren, vermochte sich keine Raupe mehr zu häuten, selbst in 22° nicht. Doch lebten die Tiere noch etwas länger als Hungertiere. Ende April aber waren noch zahlreiche Häutungen möglich gewesen.

Wie verläuft nun die Sterblichkeit im einzelnen an Bv? Durch die tägliche Kontrolle der in einer Population auftretenden Todesfälle wird — ebenso wie bei den Häutungen die Häutungsfolgen — hier die Aufstellung von Absterbeordnungen ermöglicht. So sind die Sterblichkeitsverhältnisse in 27° für das Stadium I an Bv und F in den Beifiguren zu Abb. 5 aufgezeichnet. Diese Werte sind nicht so leicht in eine S-förmige Kurve einzureihen, wie sie sich zwanglos für die Häutungsfolgen dieser Abbildung ergab. Es fallen dann immer einige Punkte heraus, wie die gestrichelte Kurve bei F zeigen soll. Die Absterbefolge gliedert sich nämlich deutlich in zwei Abschnitte (häufig mit eigenen Maxima). Die erste Gruppe von „Todeskandidaten" an Bv ereilte bereits ihr Schicksal am 4. und 5. Tage, bevor sich die ersten Tiere am 6. und 7. Tage gehäutet haben. Während des nun folgenden Abflauens der Sterblichkeit ging die Hauptmenge der Häutungen vor sich. Sobald sie seltener wurden, setzte wieder Sterblichkeit ein, die erst nach den letzten Häutungen zum Abschluß kam. Der beschriebene Ablauf stellt das typische Bild für Absterbeordnungen des Stadiums I an mäßigem Futter dar (vgl. auch Abb. 9 und S. 201). Eine Unterscheidung wird aber noch durch die Art des ungünstigen Faktors

hervorgerufen. Beruht der mangelnde Futterwert wie bei F, was vorgenommen sei, auf der mechanischen Beschaffenheit, so wird die Gruppe von Tieren, die zuerst stirbt, meist besonders groß, wie sich aus der Beifigur 2 unten ergibt. Es sind die schwächeren Individuen, die das Futter einfach nicht angreifen können und daher ebenso wie Hungertiere ziemlich früh sterben. Ist dagegen, wie bei Bv, das Futter nur physiologisch weniger geeignet, so nehmen wohl fast alle Tiere Nahrung auf, die auch den schwächeren Individuen ein längeres Leben erlaubt.

Anders sehen die Absterbefolgen bei höheren Raupenstadien aus. Hier trat der Tod stets erst während und nach dem Ende der Häutungen ein. In Durchzuchten ist das um so eher zu erwarten, weil, wie bereits erwähnt wurde, die „Todeskandidaten" sich ja meist aus den Tieren zusammensetzen, die sich ein Stadium zuvor als letzte gehäutet hatten. Aber auch bei Stadienprüfungen, also bei am Beginn fehlender Variationsbreite, und an mechanisch ungünstigem Futter trat diese Erscheinung längerer Lebensdauer auf. Offenbar sind alle Tiere durch die Nahrungsaufnahme in den früheren Stadien widerstandsfähiger geworden (vgl. Kap. Be).

Die besprochenen Sterblichkeitsverhältnisse ließen es mir geraten erscheinen, grundsätzlich bei der graphischen Darstellung in allen in Frage kommenden Abbildungen darauf zu verzichten, Häutungen und Sterblichkeit in einer Kurve zu vereinigen, wie das von Maercks geschehen ist. Tatsächlich handelt es sich ja um zwei ganz verschiedene Vorgänge, und der S-förmige Charakter der Häutungskurven müßte in vielen Fällen stark verzerrt werden oder ganz verloren gehen.

Kehren wir nach dieser methodischen Abschweifung zu dem Nahrungswert von Bv zurück, so können wir feststellen, daß dieses Futter für die folgenden Raupenstadien immer zuträglicher wird. Darauf weist schon das Einholen und Überholen von K im dritten Stadium hin. In Abb. 2 hat sich die Kurve für den Beginn der 3. Häutung unter jene von K geschoben. Bei Betrachtung der gesamten Häutungsfolge stellt sich z. B. für 27° an Hand von Abb. 5 heraus, daß sich plötzlich fast 40% der Ausgangspopulation früher häuteten als ebensoviel Tiere von K. Von den Überlebenden waren dies rund zwei Drittel. Auch die Variationsbreite hat inzwischen nur um einen Tag zugenommen, insbesondere im Gegensatz zu F, mit dem ein Vergleich zulässig ist, da hier etwa gleich viel Tiere übrig geblieben waren. Hier stieg die Variationsbreite bis zur 3. Häutung um 11 Tage.

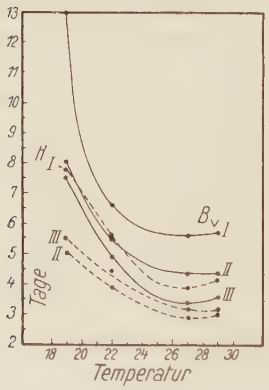

Abb. 6. Die Häutungsintervalle der Stadien I—III bei Durchzucht in verschiedenen Temperaturen an H (— — —) und Bv (————). Sommer 1937

Solche wichtigen Vorgänge wie die Beschleunigung und Verzögerung der Entwicklung lassen sich nur klar herausstellen, wenn wir die

einzelnen Häutungsintervalle miteinander vergleichen, was im folgenden geschehen soll. Für Abb. 6 ist allerdings nicht der eigentliche Häutungsbeginn als Maß gewählt, sondern die Werte, die sich ergeben, nachdem sich 10% der Tiere gehäutet haben. Mit diesen Zahlen besitzen wir den Vorteil, auch Bruchteile der 24-Stundenzeit sehr genau zu erfassen. Sie sind den Kurven der Häutungsfolgen entnommen und durch nahebei befindliche Beobachtungseintragungen gesichert. Dagegen lassen sich die Fußpunkte der Kurven, die den eigentlichen Häutungsbeginn darstellen, bei freier Zeichnung nicht immer so sicher festlegen (vgl. S. 175).

Betrachten wir zum Vergleich zunächst das Verhalten an H (gestrichelte Kurven). Von den drei ersten Raupenstadien beansprucht die weitaus längste Entwicklungsdauer bis zur Häutung von 10% der Tiere das Eiraupenstadium. Das III. Stadium braucht an H längere Zeit als das II. Zwar treten bei Durchzuchten in extremen Temperaturen mit der Zeit durch den Dauereinfluß der Schädigung zusätzliche Entwicklungsverzögerungen ein, wie Janisch (1938b) zeigen konnte. Daß diese Auswirkung hier aber nicht die Ursache für die längere Entwicklungsdauer des Stadiums III ist, beweist die gleichlautende Reihenfolge II, III in der optimalen Temperatur von 22°. Auch bei allen anderen bisher behandelten Futterarten, also Bu, E, L und auch B, trat dasselbe Verhältnis in der Entwicklungsdauer der einzelnen Stadien auf, ohne daß es hier aufgezeichnet werden soll. Bei der Auswertung der drei ersten Stadien von Janischs Versuchen (1933a) kam ich wieder zum gleichen Resultat. Bei Zwölfers Ergebnissen (1934) handelt es sich um Mittelwerte aus Stadienprüfungen. Zusätzliche Entwicklungsverzögerungen fallen hier also fort, andererseits geben Mittelwerte nicht die arteigenen Werte wieder. Immerhin besteht auch nach ihnen die Reihenfolge in den nicht optimalen Temperaturstufen II, III, I.

Aus allen den angeführten Beispielen dürfen wir den Schluß ziehen, daß unter gleichbleibenden oder vergleichbaren Bedingungen die Nonnenraupe III eine längere Entwicklungszeit erfordert als die Raupe II.

Stellen wir dem nun die Durchzucht an Bv in Abb. 6 gegenüber! Für I bleibt das größte Häutungsintervall bestehen. In 19° erscheint es besonders ausgeprägt, weil hier schon der Zeitpunkt, wenn 10% der Häutungen eingetreten sind, bei weitem nicht mehr dem absoluten Häutungsbeginn entspricht. Für das III. Stadium wird nur noch eine kürzere Zeit benötigt als für das II. Diese beiden Kurven haben ihre Plätze vertauscht, und ihr Abstand ist in einem mittleren vitalen Temperaturbereich besonders weit geworden. Damit ist eine ausgesprochene Tendenz aufzuholen erwiesen. Welche weitreichende Bedeutung dieser Vorgang besitzt, werden wir im Kapitel V kennen lernen.

Als dritte Birkenart wurde *Betula pubescens* var. *carpatica* (Bp) in Stadienprüfungen untersucht. Sie war von allen untersuchten Birken die ungeeignetste Nahrung. Für das I. und II. Stadium war die Häutung

überhaupt nicht möglich, obwohl die Blätter gefressen wurden. Die unreifen Fruchtstände wurden jedoch stark bevorzugt, was der anders gefärbte Kot zu erkennen gab, und an diesen brachten es manche Raupen zur Häutung. Auch im III. und IV. Stadium war die Sterblichkeit noch sehr groß. Die Fruchtstände wurden nun wieder vernachlässigt. Die Häutungen der Überlebenden waren stark verzögert, wenn wir sie zu den Tieren an Bv in Vergleich setzen (Tab. 10).

Tabelle 10

Stadium	°C	Sterblichkeit in %		Häutungen in Tagen	
		Bv	Bp	Bv	Bp
II	22	37,5	100	—	—
III	29	0	72	4—6	5—8
IV	29	0	50	4—5	5—13

Bp wurde als ausgesprochen ungünstiges Futter auch für die Hungerversuche verwendet (Kap. III). Eine reinrassige *Betula pubescens* erwies sich insofern als günstiger, als hier auch Häutungen im I. und II. Stadium stattfanden. Für alle Birkenarten gilt die Beobachtung, daß die Spitzen der Triebe mit den jüngsten Blättchen nicht angerührt werden. Außerdem verhalten sich vor allem junge Bäume je nach der Ausbildung der Harzdrüsen verschieden. Eine kleine Bv, die mit besonders zahlreichen Wärzchen besetzt war, wurde gar nicht angenommen.

d) Fichte und Kiefer

Die Wirkung dieser beiden Futterarten scheint sich in den beiden Versuchsjahren sehr zu widersprechen, wie in Abb. 1 und 2 zu erkennen ist; gegenüber allen Laubarten außer den ausländischen B sind sie aber eindeutig unterlegen. Schon Maercks konnte in seinen Versuchen nachweisen, daß die Laubarten der Nonne bedeutend mehr zusagen; wenn im Forstbetrieb schließlich doch die Kiefer und besonders die Fichte die allein Leidtragenden sind, so darf man daraus nicht ohne weiteres schließen, daß sie auch physiologisch eine bessere Nahrung darstellen. Einmal vermögen sich die Laubbäume auch nach völligem Kahlfraß wieder zu erholen, oft noch im gleichen Jahr durch erneutes Ausschlagen. Und zweitens werden bei einer Massenvermehrung natürlich auch die Nadelhölzer, besonders wo sie in reinen Beständen angepflanzt sind, oder aus eintretendem Mangel an besserer Nahrung befallen. Den Kahlfraß können sie aber meist nicht überstehen. Die Beschreibungen aus der Praxis beziehen sich fast stets auf solche Massenbefallsgebiete. Verfolgt man aber den Fraßverlauf in Nonnenherden geringeren Ausmaßes, so wird man wohl immer anfangs die auffallende Bevorzugung der Eichen und Buchen oder — vorsichtiger ausgedrückt — die schnellere Raupenentwicklung an ihnen beobachten

können, wie sie auch manche Autoren beschrieben haben (s. bei Wilke 1931). Ferner geht aus den Sammelproben im Freiland sowohl wie auch aus dem systematisch kontrollierten Kotfall, deren Ergebnisse in den Tab. 45, 46 niedergelegt sind, dieser Tatbestand hervor. Klimatische Einflüsse sind bei der Beurteilung auszuschalten, weil zum Vergleich benachbart stehende Bäume aus Mischbeständen ausgewählt wurden. Zu jedem Kontrollzeitpunkt waren die Eichen- und — soweit vorhanden — Buchen-Tiere den Tieren an Fichte und Kiefer in der Entwicklung voraus. An den Laubbäumen konnten schließlich auch die ersten Puppen aufgefunden werden.

Bevor wir nun zum Vergleich der beiden Nadelhölzer übergehen, gilt es im einzelnen, den Futterwert in seine mechanische und physiologische Komponente zu zerlegen.

Fichte. Wenn wir zunächst den mechanischen Faktor untersuchen, so müssen wir uns über einen grundsätzlichen Unterschied in der Vegetationsweise von F und K im klaren sein. In einem Fichtenbestand treiben die einzelnen Bäume im Frühjahr zu recht verschiedenen Zeiten aus, die Kiefern dagegen entwickeln ihre Jungtriebe ziemlich gleichzeitig. Den schlüpfenden Eiraupen stehen also ganz junge Fichtentriebe stets zur Verfügung.

Stadium I. Allerdings geht aus der Tab. 11 hervor, — wobei wir die Populationen 2 und 4 vorläufig außer acht lassen — daß die drei verwendeten Fichten, die in gut dreiwöchentlichen Abständen getrieben hatten, auch wenn sie sofort an junge Eiraupen gegeben wurden, einander nicht gleichwertig waren. Besonders im Juni macht sich an Pop. 5 durch hohe Sterblichkeit bemerkbar, daß die erst in vorgeschrittener Jahreszeit gebildeten Nadeln von Anfang an härter sind. Die Sterblichkeit bei Pop. 1 beruhte wohl auf dem Versuchsfehler, daß die Triebe in 19 und 22° nicht in Wasserröhrchen gesteckt worden waren. Besonders in hohen Temperaturen und bei jungen Stadien ist dies auch bei Nadelfutter unerläßlich.

Tabelle 11

Population	Stadium I			Sterblichkeit in %			
	Baum	getrieben	angesetzt	19° C	22° C	27° C	29° C
1	F 1	28. 4.	28. 4.	13[1])	21[1])	0	0
2	F 1	28. 4.	21. 5.	100	100	100	100
3	F 2	21. 5.	21. 5.	13	0	20	22,5
4	F 2	21. 5.	4. 6.	94	91	94	100
5	F 3	12. 6.	12. 6.	86	62	50	85

Mit dem Feuchtigkeitsbedürfnis hängt wohl auch das charakteristische Fraßbild zusammen, das die jungen Räupchen hervorbringen. Sie haben

[1]) Futter nicht in Röhrchen.

stets das Bestreben, an die Spindel der Jungtriebe zu gelangen. Deren Freilegung, die fast stets nur an einer Seite erfolgt, führt häufig dazu, daß ein Teil der weichen Nadeln am Grunde abgebissen wird und vertrocknet. Wahrscheinlich üben die wasserführenden Gefäßbündel diese Anziehungskraft aus.

Was den mechanischen Faktor anbelangt, so bilden die letzten treibenden Fichten (F 3, Pop. 5) gewissermaßen den Übergang zu den sogenannten Johannistrieben, an denen — am 27. Juni in 22° angesetzt — nur noch 4 % der Tiere zur Häutung zu bringen waren. Der Rest lebte aber immerhin bedeutend länger, als wenn er gehungert hätte.

In unvergleichlich kürzerer Zeit werden aber die jungen Nadeln eines Baumes für das I. Raupenstadium zu hart. Ebenso wie bei Bu mußte sich dieses Verhalten deutlich in tiefen Temperaturen zeigen. In 14° wurden zwei Populationen gehalten, von denen die eine ständig vom gleichen Baum gefüttert wurde, während bei der andern, um sie stets mit den weichsten Nadeln versorgen zu können, nach und nach andere später treibende Futterpflanzen benutzt wurden. Der Erfolg war, daß im Versuch 1 nur 29 % das II. Stadium erreichten, im Versuch 2 aber 61 %, wie es Tab. 12 zeigt. Ein Versuch 3, der gleichfalls mit ausgesucht weichen Nadeln durchgeführt wurde, war schon am 29. April angesetzt worden. Er wies daher, wie nach den oben gemachten Darlegungen zu erwarten

Tabelle 12

14° Versuch	Angesetzt am	Zahl der Futterpflanzen	Häutungen in %		
			I	II	III
1	12. 5.	eine	29	20	7
2	12. 5.	mehrere	61	27	15
3	29. 4.	mehrere	78	64,5	30

ist, noch geringere Sterblichkeit auf als Versuch 2. Daß die Sterblichkeit später auch in den beiden Versuchen 2 und 3 zunahm, so daß ein gewisser Ausgleich zu Versuch 1 erfolgte, muß auf dem physiologisch ungünstigen Wert der Fichtennadeln überhaupt beruhen. Da in den Durchzuchtversuchen außer in 11° grundsätzlich mit der gleichen Futterpflanze gefüttert wurde, wird nun auch der späte Verlauf der F-Kurve bei den Abb. 1 und 2 in der unteren Temperaturzone mit dem mechanischen Einfluß erklärt, der sich bei den überlebenden Tieren in Entwicklungsverzögerungen bemerkbar machte.

Die Maitriebe von F 2 (Tab. 11) wurden am 4. Juni, also nach 14 Tagen noch einmal frisch geschlüpften Eiraupen geboten (Pop. 4). Nur ganz wenige Raupen erreichten das II. Stadium und starben, ohne sich ein zweites Mal gehäutet zu haben. Wie die nähere Untersuchung ergab,

hatten diese Tiere durch Einbohren und Befressen nicht zur Entwicklung gelangter Knospen, unter deren Hülle die verkümmernden Nadeln etwas weicher geblieben waren, sich die notwendige Nahrung verschafft. Die Tiere der Pop. 2, die erst 23 Tage nach dem Treiben der Futterpflanze an sie gesetzt wurden, starben natürlich sämtlich und in viel kürzerer Zeit als Pop. 4. Die Variationsbreiten der Absterbeordnungen für diese beiden Versuche sind in Tab. 15 gegenübergestellt.

Etwa zwei Wochen nach dem Ausschlagen einer Fichte ist also der Zeitpunkt gekommen, wo ihre diesjährigen Triebe für das I. Stadium nicht mehr ausreichend sind. Obwohl dieser Wert kaum unter demjenigen für Buche liegt, gewinnt er im Freiland längst nicht die gleiche Bedeutung. Denn die Zeitspanne im Ausschlagen der Fichten ist viel größer als bei den Buchen, wo sie nur eine Woche beträgt. Wird den Eiraupen daher die Nahrung ihres ersten Futterspenders wirklich zu hart, so werden sie leicht eine später getriebene Fichte finden können. Feststellungen im Freiland, ob Abwanderungen aus diesem Grunde stattfinden, konnten jedoch in der zur Verfügung stehenden Zeit nicht getroffen werden.

Stadium II. Um das Verhalten dieses Stadiums kennen zu lernen, wurde die Pop. 3 aus Tab. 11, sobald sie dieses Stadium erreicht hatte, an die Triebe von F 1 gesetzt. Dies geschah zuletzt in 19 und 22° vom 29. und 30. Mai an. Als Vergleich hierzu diene die normale Durchzucht Pop. 1 an F 1; in der Tab. 13 ist der Häutungsbeginn und der Häutungsanteil in Prozent angegeben im Verhältnis zur Gesamtzahl der als Eiraupen angesetzten Tiere. Wir sehen, daß die Pop. 3 durch das neue harte Futter derart zurückgeworfen wird, daß nur wenige von den gesunden Tieren und diese sehr verspätet das III. Stadium erreichten. Sie gingen übrigens — ein Merkmal ihrer Schädigung (vgl. Kap. V) — später sämtlich erst im VII. Stadium als Endstadium die Verpuppung ein. — Pop. I dagegen erhöhte ihre Sterblichkeit nur in 19° um 3 %. Denn der übrige Abgang an Tieren rührte ja bereits vom Stadium I her.

Tabelle 13

	Stadium II	19° C	22° C	27° C	29° C
Population 1	Häutungen in %	84	79	100	100
	Häutungsbeginn in Tagen	4	3	5	4
Population 3	Häutungen in %	6,5	19,5	13,5	4
	Häutungsbeginn in Tagen	9	6	8	12

Als Ergebnis der letzten Versuchsreihe ist festzuhalten, daß also eine frisch getriebene Fichte nach kaum mehr als fünf Wochen auch für das II. Stadium zu hart wird. Natürlich kommen alte, also vorjährige Nadeln erst recht nicht als Futter in Frage. Weitere Versuche ergaben, daß für die kräftigeren Tiere im II. Stadium wenigstens einjährige und auch 3- bis

4jährige Bäumchen noch genügen. Bei letzteren ist allerdings die individuelle Ausbildung wichtig, indem gesündere starknadlige Exemplare weniger gut genommen werden.

Stadium III. Obwohl die Raupen im III. Stadium endlich auch alte Nadeln zu bewältigen vermögen, bleiben die diesjährigen Triebe bedeutend günstiger. Dieses Verhältnis hält mindestens den ganzen Juli über noch an, wie eine Stadienprüfung in 22° am 24. Juli veranschaulichen mag (Tab. 14). Ausführlicher ist sie später bei Abb. 7 beschrieben. Vor- und diesjährige Nadeln unterscheiden sich also noch sehr lange. Auch an den im Gewächshaus getriebenen Fichten gedieh das III. Stadium an jungen Nadeln weit besser (Tab. 14, 14° und 31°).

Stadium IV. Selbst für das IV. Stadium war noch eine leichte Überlegenheit der jüngeren Nadeln zu bemerken.

Tabelle 14

Angesetzt	24. 7.		16. 2.		17. 2.	
Stadium III Futter	22° C		14° C		31° C	
	Häutungen		Häutungen		Häutungen	
	in %	in Tagen	in %	in Tagen	in %	in Tagen
Fj	100	4—7	100	11—19	70,5	4—9
Fa	42	5—10	87,5	12—36	35,5	7—8

Kiefer

Stadium I. Außer dem Blütenstaub (s. u.) kommen für die Eiraupen auch hier nur die Jungtriebe als Nahrung in Betracht. Lange Zeit war zwar in der Literatur die Ansicht verbreitet, daß auch ältere Nadeln gefressen würden. Sie findet sich auch noch in der 3. von Wolff 1935 herausgegebenen Auflage des Willschen Lehrbuchs über Forstinsekten. Knoche konnte schon 1929 durch eingehende Versuche (1929) diese Behauptungen widerlegen. Ich konnte seine Beobachtungen nur bestätigen. Lediglich an solchen Kiefernnadeln, die aus der Nadelscheide gezogen oder die in kleinste Stückchen zerschnitten wurden, vermochten sich einzelne Raupen in 22° unter großer Verzögerung zu häuten. Über die Eignung der Nadeln junger Kiefernpflänzchen hat gleichfalls Knoche berichtet. Mir gelang es nur, an einjährigen Kiefern in 22° einige Eiräupchen weiterzuziehen. In 27° starben alle, und die Nadeln zweijährigen Unterwuchses versagten bereits ganz.

Nun treiben die Bäume eines Bestandes, wie bereits erwähnt, fast gleichzeitig aus. Trotzdem kommt dem Grenzschwellenwert — gemeint ist damit die bei Bu und F bereits untersuchte Zeitdauer bis zur Verhärtung der Blätter, die keine Häutung mehr erlaubt — bei K keine entscheidende Bedeutung zu. Denn der Zeitpunkt des Treibens liegt so spät, daß die Nonnen häufig schon geschlüpft sind und eher eine Zeitlang an

Futtermangel leiden. Nur die jungen Bäume in den Schonungen treiben etwas früher als die Bäume im Stangenholz und Altbeständen. Dadurch gelangen die Raupen hier unter Umständen eher zur Nahrung und entwickeln sich schneller und kräftiger. Wie die Sammelproben im Jahre 1937 ergaben (Tab. 46), waren die Tiere in einer 7—11jährigen Schonung der Bonit. II—III älteren Kiefernbeständen von Beginn an voraus. Ihre auch weiterhin günstige Entwicklung mag auch auf den anders gelagerten klimatischen Verhältnissen beruhen. Aber auch in einem mittelalten Stangenholz von 37—39 Jahren fand die Entwicklung noch früher statt als im 77—119jährigen Altholz. Hungerfristen könnten auch, wie Schwerdtfeger und Brunn (1931) in Erwägung ziehen, allein schon durch den weiteren Weg zur Nahrung an den Altkiefern bedingt sein. Sie haben Entwicklungsverzögerungen im Gefolge, wie wir in Kap. III experimentell bestätigt finden werden. Die Knospen von Kiefern konnten im Versuch von den Raupen nicht geöffnet werden. Wenn die Schuppen im Abblättern begriffen sind, geht auch noch manches Tier durch den starken Harzfluß zugrunde.

Speziell bei Kiefer sind aber noch die männlichen Blütenstände zu beachten. Die sie umgebende Hülle wird von den Räupchen durchbohrt, sobald die Pollenkörner entwickelt sind, und bevor sie aus den Pollensäcken entlassen werden. Wenn sie entleert worden sind, verliert die Fruchthülle jeden Wert. Die Pollenkörner gewährleisten eine bessere Entwicklung als die etwa eine Woche später folgenden Jungtriebe. Am 12. Mai wurden die Raupen in 22 und 27° an Triebe und Pollen getrennt gebracht. In beiden Temperaturen erfolgten die Häutungen vollzählig, jedoch an den Blütenpollen je einen Tag früher: in 22° am 5. statt 6. Tag, in 27° am 4. statt 5. Tag.

Blütenstaub wird überhaupt gut gefressen, auch von anderen daraufhin untersuchten Pflanzen, z. B. Hasel, Grauerle, ja auch von Arten, deren Blätter nicht angerührt werden, wie *Salix aurita*.

Zur Festsetzung des Grenzschwellenwertes, der hier mehr theoretische Bedeutung hat, liegt nur eine Versuchsreihe mit Raupen I am 11. Juni in vier Temperaturen vor. Hier starben sämtliche Tiere. Die Form und Variationsbreite (Tab. 15) ihrer Absterbekurven nahm in allen Temperaturen eine Mittelstellung zwischen derjenigen für Pop. 2 an F 1 und Pop. 4 an F 2 ein. Der Wert liegt daher über demjenigen von F und dürfte etwa drei Wochen betragen.

Tabelle 15

Stadium I	Sterblichkeit in Tagen			
	19° C	22° C	27° C	29° C
F Population 2 .	4—16	5—9	4—5	—
F Population 4 .	5—30	6—23	5—16	4—14
K.	5—23	5—16	4—7	4—5

Auch an K wurde der Sproß den eigentlichen Nadeln vorgezogen. Sobald diese Bevorzugung durch die Eiraupen nachließ, war dies ein Anzeichen, daß er bereits zu hart wurde. Die Nadeln konnten ihn aber wertmäßig nicht ersetzen.

Stadium II. Vom II. Stadium wurden im Gegensatz zu F Altnadeln bereits angenommen. Diesjährige Triebe waren erheblich besser geeignet: am 15. Mai angesetzt erfolgten in 22° an Kj 82 %, Ka 32 % Häutungen. Wenn die Nadeln auch bald den Raupen sehr zu schaffen machten, wurden sie doch nicht wie bei F zuletzt vollkommen abgelehnt. Ein- und zweijährige Kiefernpflänzchen ermöglichten für dieses Stadium in 22° 100 % Häutungen, d. h. mehr als ebenso alte Fichtenpflänzchen, wo sie auch später einsetzten.

Stadium III. Auch für das III. Stadium waren die Maitriebe, sofern sie noch jung genug waren, günstiger als alte Nadeln. Dies zeigt eine Stadienprüfung am 23. Mai in 29°: an Kj 100 % Häutungen vom 5. bis 7. Tag, an Ka 17,5 % vom 6. bis 8. Tag. In 27° liefen ferner zwei Durchzuchten an K parallel, von denen die eine, die von etwas besserer Konstitution war, im Stadium III, das am 31. Mai begann, an alte Nadeln gesetzt wurde. Im Vergleich zur anderen erfolgte nun, wie Tab. 16 zeigt, der Häutungsbeginn zum Stadium IV zwei Tage später; fast die Hälfte der Tiere starb, die übrigen blieben im Wachstum sehr zurück. Bei den weiteren wieder gleich gefütterten Stadien verstärkten sich die Unterschiede nicht mehr.

Tabelle 16

27° C	Häutungen in Tagen		Häutungen in %	
Stadium	II	III	II	III
Kj	11—17	15—24	45	45
Ka	10—19	16—24	64,5	33,5

Im Juli sind die beiden Nadelgruppen etwa gleichwertig geworden. Für ihr Verhältnis ist nun wesentlich, von welchen Bäumen die Altnadeln herstammen. Ein alter Baumbestand weist bemerkenswert dünnere und kürzere Nadeln auf als eine mannshohe Schonung. Das kann für das III. Stadium bedeuten, daß seine Nadeln nun sogar besser als Maitriebe genommen werden. In den Stadienprüfungen, die im Winter an im Gewächshaus getriebenen Kiefern vorgenommen wurden, riefen die jungen Nadeln etwas frühere Häutungen hervor (vgl. ferner S. 190).

Stadium IV. Für dieses Stadium waren Altnadeln schon von Ende Juni an geeigneter.

Bei noch älteren Raupen ist allgemein bekannt, daß die Maitriebe verschmäht und nur im Notfall noch gefressen werden.

Nachdem wir so zunächst etwas Klarheit über die mechanischen Einflüsse der beiden Nadelarten gewonnen haben, wollen wir sie selbst miteinander vergleichen. Bei dem gegensätzlichen Bild in den beiden Versuchsjahren, wie es aus den Abb. 1 und 2 ersichtlich ist, mußte zunächst mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß zugleich mit der verschiedenen Herkunft des Eimaterials eine verschiedene Disposition für K- und F-Nadeln vorliegen könnte, mit anderen Worten: wir hätten es mit sogenannten Kiefern- und Fichtenrassen zu tun, wie es z. B. von Sedlaczek (1912) vermutet wurde.

Es wurden daher noch einmal beide Herkünfte nebeneinander geprüft. Die aus dem 1936er Material hervorgegangene Generation war in 22° bis zum V. Stadium an E, dann bis zur Verpuppung an F gehalten worden. Ihre Nachkommen wurden nun ebenso wie die Vertreter aus Ostpreußen 1937 bis zum III. Stadium an E-Stammzucht gezogen und als IVer vom 23.—25. Juni in den Temperaturen 14, 22 und 29° an F und K gesetzt. Um auch geringere Unterschiede aufzufinden, wurde mit 12stündigen Kontrollen gearbeitet, die allerdings nur für 14 und 29° verwertbar waren (S. 162). Im Verhalten der beiden Herkünfte war kein Unterschied zu bemerken! Darüber hinaus waren nun aber auch F und K vollkommen gleichwertig! Damit ist natürlich die Theorie von den Futterrassen noch nicht hinfällig. Denn die Tiere hatten inzwischen eine Entwicklung unter anderen Bedingungen durchgemacht, und außerdem müßten die beiden Herkünfte im Freiland erst daraufhin untersucht werden, ob sie überhaupt Vorkommen im Sedlaczekschen Sinn darstellten.

Können wir nun die Unterschiede der beiden Jahre auf eine verschiedene mechanische Einwirkung zurückführen? Die K-Tiere wurden 1936 am 16. Mai, im folgenden Jahr vom 12.—13. Mai in den Temperaturen angesetzt. Der Unterschied von 3—4 Tagen erscheint zu gering, als daß mit ihm allein der große Nahrungsunterschied erklärt werden könnte. Leider waren keine exakten phänologischen Daten über den Kiefernntrieb zu erhalten Verschiedene Umstände sprechen aber dafür, daß 1936 die Triebe tatsächlich schon zu weit waren. Ein gleichfalls am 16. Mai vorgenommener Fütterungsversuch mit den Kiefernpollen der Futterpflanzen scheiterte bereits, während 1937 fast zur gleichen Zeit sogar noch bessere Resultate als an den Trieben erzielt wurden (S. 185). Stammzuchten, die im Jahre 1936 am 19., 23., 27. Mai an Kiefer gesetzt und ursprünglich für Futterwechselversuche vorgesehen waren, wiesen eine mit der späteren Ansetzzeit rasch ansteigende Sterblichkeit auf. Daß andererseits die Kiefern wenigstens bei Berlin im Jahre 1937 offenbar besonders spät trieben, so daß die Raupen hungern mußten, erwähnt auch Janisch (1938a) beiläufig. Dagegen befanden sich 1936 die Raupen zu dem Zeitpunkt, als sie im Laboratorium als frisch geschlüpfte Eiraupen angesetzt wurden, im Freiland schon zur Hälfte im Stadium II, wie aus Tab. 46 hervorgeht. Alle diese Umstände sprechen dafür, daß die Kiefernntriebe bereits zu hart

waren. Nur in den tiefen Versuchstemperaturen war die Verzögerung an F größer, so daß die Kurve von K in Abb. 1 geschnitten wird. Hier macht sich bei dieser zwar später getriebenen Fichte der Umstand bemerkbar, daß ihr Grenzschwellenwert kleiner ist als jener von K, die Härte ihrer Nadeln also schneller zunimmt.

Die F-Versuche 1937 wurden zu dem gleichen Zeitpunkt wie im Vorjahr am 28. April und mit der gleichen Futterpflanze angesetzt. Da es sich um ein Exemplar handelte, das im ersten Jahr schon stark beschnitten war, war möglicherweise nun die Beschaffenheit der neuen Triebe beeinträchtigt.

Dort, wo die Sterblichkeit an den beiden Nadelhölzern von den drei ersten Stadien hauptsächlich oder nur im I. Stadium auftrat, war das Bestreben stark ausgeprägt, in den folgenden Stadien aufzuholen. Solche Beispiele sind in Tab. 17 zusammengestellt. Freilich erreichte es kaum das Ausmaß, das wir an Bv festgestellt haben. Der physiologische Nahrungswert der Nadelarten bleibt ja auch für höhere Raupenstadien stark hinter den Laubbäumen zurück. In diesen Prüfungen älterer Raupen standen sich F und K immer dann ziemlich gleichwertig gegenüber, wenn das Alter der Nahrung nicht als mechanischer Faktor schädigend dazwischentrat. Aus diesem Grunde halte ich auch für Eiraupen den physiologischen Nahrungswert der Nadelhölzer für gleich wirksam. An beiden Arten ist es durchaus möglich, Eiraupen in günstigen Temperaturen ohne Sterblichkeit hoch zu bringen (vgl. Tab. 11). Wenn aber doch Sterblichkeit Platz greift, so erfolgt sie bezeichnenderweise regelmäßig, wie ich auch bei Durchsicht der Versuche von Maercks feststellen konnte, vor Beginn der Häutungen. Das heißt: Der mechanische Faktor ist ihre Ursache (siehe S. 178).

Tabelle 17

Stadium	Sterblichkeit in % und Häutungsintervalle in Tagen (nach 10% der Häutungen)																	
	22° C				29° C						27° C							
	F		K		F		F		K		F		K		F		K	
	%	Tage	%	Tage	%	Tage	%	Tage	%	Tage	%	Tage	%	Tage	%	Tage	%	Tage
I	21	7,8	0	6,3	44	6,6	0	5,1	30	6,5	48	7	25	6,8	41	6,9	—	5,3
II	—	4,2	—	4,7	—	3,5	—	3,3	—	4,7	—	4	9,5	4,2	7	4,5	—	4,3
III	—	4,0	—	5,0	—	3,4	—	3,5	—	3,9	—	3,7	30	4,5	2	4,0	2,5	4,1
I—III	—	16	—	16	—	13,5	—	11,9	—	15,1	—	14,7	—	15,5	—	15,4	—	13,7

Prell (1924) wies nach, daß der Terpentingehalt bei Fichten eine große Rolle für ihre Immunität gegen Nonnenfraß spielt. In meinen Versuchen dürfte aber nach den Angaben Prells dieser abschreckende Stoff bis zum Herrichten der Nahrung aus den abgeschnittenen Trieben entwichen sein.

Zusammenfassend kommen wir zu dem Schluß, daß das I. Stadium außerordentlich empfindlich auf mechanische Schwankungen des Nadel-

futters reagiert, daß aber die Schädigungen später ein wenig wettgemacht werden durch Aufholtendenzen. Wegen des allgemein und gleichmäßig ungünstigeren Futterwertes der Nadelarten reicht die Beschleunigung der Entwicklungsdauer nicht aus, um die stärker geschädigte Population den anderen wieder anzugleichen.

c) Unterschiede in der Auswirkung des physiologischen und mechanischen Faktors

Die schädigenden Einflüsse der Hauptfutterarten haben wir im Verlauf unserer Untersuchungen an den Merkmalen der Entwicklungsdauer und der Sterblichkeit erkannt, wobei uns durch die verschiedene Reaktion der Individuen einer Population noch die hierbei entstehenden Variationsbreiten in den Häutungs- und Absterbefolgen weitere Anhaltspunkte gaben. Es entsteht nun die Frage, ob der mechanische und physiologische Faktor darüber hinaus verschiedene Auswirkungen im Gefolge haben und daran erkannt werden kann. Für Stadium I haben wir das bereits bejahen können (S. 178) u. a. an Hand der Beifiguren zu Abb. 5. Beruhte — um es kurz zu wiederholen — der Mangel des Futters auf seiner mechanischen Beschaffenheit, wie es leicht bei F und K eintritt, so starben die „Todeskandidaten" besonders früh. An physiologisch ungeeignetem Futter dagegen zögerte sich der Tod länger hinaus.

In der zweiten Häfte des Juli, wenn im Freiland schon die Verpuppungen begonnen haben, wurde nun im Laboratorium geprüft, ob das Stadium III, das ja gerade eben noch vom mechanischen Faktor beeinflußt wird, auf die inzwischen eingetretenen Veränderungen des Futters reagiert. In Abb. 7 sind die Häutungsfolgen zum IV. Stadium in zwei Tempera-

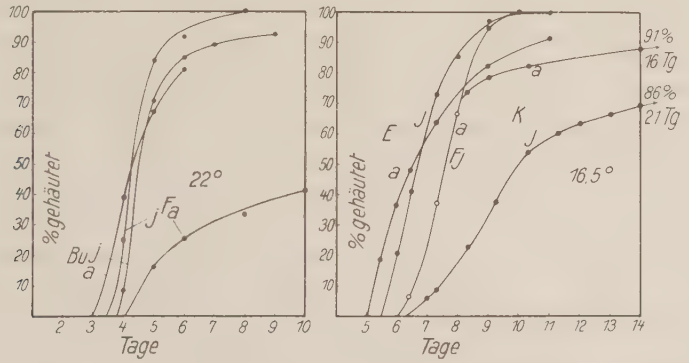

Abb. 7. Die Häutungsfolgen der 3. Häutung bei Stadienprüfung an verschieden altem Laub- und Nadelfutter, links in 22°, rechts in 16,5°. Sommer 1936

turen aufgezeichnet. Es wurden das alt gewordene Erstlaub und neue Schößlinge von Eiche und Buche (Ea, Ej; Bua, Buj), vorjährige Nadeln und diesjährige Triebe von Fichte und Kiefer (Fa, Fj; Ka, Kj) geboten. Rechts in 16,5° liegen die E-Kurven erwartungsgemäß mit ihrem Häutungs-

beginn vor F und K, stellt Eiche doch ein weit besseres Futter dar. Aber erstaunlicherweise sind die Frühhäuter an dem alten Laub noch einen halben Tag voraus. Andererseits tritt Sterblichkeit nur hier auf; auch ist die Variationsbreite ziemlich groß, so daß nicht nur die Ej-, sondern sogar die Fj-Kurve geschnitten wird. In 22° links ist der Vergleich mit Buche durchgeführt. Wieder setzen, dem physiologischen Wert des alten Buchenfutters entsprechend, die Häutungen früher als an Fj ein. Doch erfolgt hier sogar 20% Sterblichkeit, so daß die Variationsbreite sekundär gegenüber Fj verkürzt wird, wo keine Toten zu verzeichnen sind. Buj ist, wie wir schon von früher her wissen (S. 169), nicht vollwertig. Auffallend ist aber doch, daß, während der Häutungsbeginn später als an Bua liegt, ebenso wie an Ej die Entwicklung der letzten Tiere wieder besser verläuft.

An Fa beginnen die Häutungen am spätesten. Die Kurve von Ka (rechts) stimmt zunächst mit Fj überein. Im letzten Viertel zweigt sie plötzlich ab, durch starke Entwicklungsverzögerungen bedingt. Sie weist 9% Sterblichkeit auf. Doch schneidet Kj mit späteren Häutungen und 14% Sterblichkeit noch schlechter ab. Dieses Futter ist schon sehr ungeeignet geworden, während es im Frühjahr noch alte Nadeln überragte. Selbst wenn der Härtegrad jetzt den alter Nadeln erreicht hat, so muß außerdem eine physiologische Änderung hier vor sich gegangen sein.

Bei Fichte lagen hinsichtlich des mechanischen Faktors die Verhältnisse anders: Alte Nadeln sind einerseits für die Raupen besonders hart, und andererseits standen verhältnismäßig junge Nadeln durch spättreibende Bäume auch jetzt noch zur Verfügung. So entstand hier die umgekehrte Auswirkung wie bei Kiefer.

Als Zusammenfassung der besprochenen Versuche ist festzustellen: Geringere mechanische Schädigungen (Ea, Bua) äußern sich in der Vergrößerung der Variationsbreite bzw. im Auftreten von Sterblichkeit, nicht aber durch eine Verschiebung des Häutungsbeginns. Physiologisch weniger günstige Futterarten rufen, wie bereits nachgewiesen, Häutungsverzögerungen hervor, die eine gesunde Population ziemlich gleichmäßig betrifft, d. h. die Variationsbreite bleibt relativ klein, und die letzten Tiere haben bessere Bedingungen als die durch den mechanischen Faktor geschädigten.

Im Zurückbleiben an weichen spät getriebenen Blättern physiologisch günstiger Futterarten ebenso wie an diesjährigen Kieferntrieben zu einem späten Zeitpunkt scheint eine Gesetzmäßigkeit zu bestehen. Damit wären auch die Erscheinungen im Walde einer Lösung näher geführt, die darin bestehen, daß ältere Raupen nur an alte Nadeln gehen und auch neue Laubausschläge unbeachtet lassen. Vielleicht ist die ältere Nahrung konsistenter, und wir sind offenbar bei dem Stadium III gerade auf die Grenze gestoßen, wo den kräftigsten Tieren die Härte des alten Laubes nichts, der alten Kiefernnadeln wenig ausmacht, das alte Futter aber mehr zusagt, während die schwächeren Tiere es nicht zu bewältigen vermögen. So erklärt sich auch, daß, wie wir feststellen mußten, die Raupen einer Popu-

lation auf den mechanischen Faktor viel uneinheitlicher reagierten als auf den physiologischen. Denn dieser gewährt allen Tieren die gleichen Aussichten für ihre Entwicklung.

Bringen wir die Ergebnisse mit den diesbezüglichen Feststellungen am Stadium I in Verbindung, so liegt die Übereinstimmung auf der Hand. Es entsprechen bei mechanischer Einwirkung den Frühtoten aus Stadium I die Toten aus Stadium III. Dagegen führte die physiologisch ungünstige Einwirkung, durch die die Tiere im I. Stadium erst später sterben, im III. Stadium überhaupt nicht mehr zum Tode.

B. Der Futterwert anderer Nahrung

a) Fichten- und Kiefernkeimlinge

Handelsübliche Samen von *Picea excelsa* und *Pinus silvestris* wurden in zeitlichen Abständen in gesiebte und sterilisierte Erde ausgesät und im Treibhaus zum Keimen gebracht. (In nicht sterilisiertem Boden verpilzen die Keimlinge bald.) Gleich nach der Entwicklung der Keimblätter, möglichst noch, ehe sie sich ganz von der Samenschale befreit hatten, wurden die Pflänzchen verfüttert.

Die Versuche wurden im Winter 1937 in Form von Stadienprüfungen für I und II durchgeführt und im folgenden Sommer in vollem Umfang wiederholt, weil die Nahrung für das II. Raupenstadium und in 14 und 19° auch für das I. Stadium gegen Ende nicht mehr ausgereicht hatte. Doch sind auch diese Versuche noch begrenzt verwertbar, weil das Hungern der beiden Tiergruppen in jeder einzelnen Temperaturstufe gleichzeitig begann.

In der ganzen Temperaturskala an demselben Tag angesetzt und deswegen unter sich vergleichbar sind die Stadienprüfungen für Raupe I im Sommer 1937, und im Winter 1937 außer 31°. Wie die hohen Prozentzahlen der Sterblichkeit, der allgemein späte Häutungsbeginn und die große Variationsbreite in Tab. 18 erkennen lassen, stellen beide Gruppen von Keimlingen eine ziemlich ungünstige Nahrung dar. Sie bilden damit gewissermaßen den Übergang von den fast ungenießbaren noch nicht gekeimten Samen (S. 203) zu den Jungtrieben der Bäume. Zur Bestätigung dessen sei ein Kontrollversuch mit Fj in 22° angeführt. Die Häutungen begannen zwar gleichzeitig am 6. Tag, erreichten aber an Fj am 8. Tag bereits 83,5%, während Fk zu diesem Zeitpunkt erst 25% aufwies. Die Sterblichkeit betrug an Fk 16,5%, an Fj nur 8,5%.

Es ist gleichfalls unverkennbar, daß die Fichtenkeimlinge schlechter geeignet sind als die Kiefernkeimlinge. Fast durchweg ist die Sterblichkeit an ihnen höher, und der Häutungsbeginn verzögert. Es wurde auch beobachtet, daß sich die Tiere erst später entschließen, die Fichtenkeimlinge anzunehmen. Die Kotyledonen der Fichte fühlen sich weniger weich an. Trotzdem wird nicht ihre mechanische Beschaffenheit der Grund für die

Ablehnung sein. Denn auch das II. und sogar III. Raupenstadium gedeiht erheblich besser an den Kiefernkeimlingen. Und wenn die an IIer verfütterten Fichtenkeimlinge zwei Wochen alt sind (Versuche Nr. 14 und 15 in der Tab. 18), ist der Häutungsbeginn gegenüber den frischen Keimblättern verschoben; jedoch hält sich die Sterblichkeit in denselben Grenzen. Nur der physiologische Nahrungswert dürfte sich also unter den Treibhausbedingungen weiter verschlechtert haben.

Tabelle 18

I. Stadium			Häutungen in Tagen (Variationsbreite)		Sterblichkeit in Tagen (Variationsbreite)		in %	
Nr.	°C	angesetzt	Fk	Kk	Fk	Kk	Fk	Kk
1	14	23. 4.	28—51 (23)	23—36 (13)	14—59 (45)	14—41 (27)	64,5	47
2	19	23. 4.	14—28 (14)	11—19 (8)	7—29 (22)	6—21 (15)	44	17
3[1])	22	23. 4.	16—29 (13)	8—22 (14)	3—41 (38)	10—19 (9)	70	9
4[1])	27	23. 4.	18	7—16 (9)	5—14 (9)	6—29 (23)	97	32,5
5	29	23. 4.	9	7—15 (8)	5—16 (11)	3—23 (20)	91	63
6	31	23. 4.	—	—	5—17 (12)	3—15 (12)	100	100
7	14	7. 2.	22	—	21—>27 (>6)	8—27 (19)	89	100
8	19	7. 2.	13—27 (14)	13—24 (11)	10—34 (24)	7—32 (25)	36,5	31
9	22	7. 2.	11—20 (9)	9—18 (9)	7—25 (18)	4—25 (21)	29,5	28
10	29	7. 2.	10—14 (4)	9—18 (9)	6—27 (21)	2—24 (22)	76	60
11	31	8. 2.	8—14 (6)	8—10 (2)	5—18 (13)	4—16 (12)	81	89
II. Stadium								
12	19	15. 5.	—	5—12 (7)	—	—	—	0
13	22	14. 5.	7—20 (13)	6—10 (4)	16—22 (6)	13—20 (7)	44,5	39
14[2])	27	16. 5.	9—14 (5)	4—5 (1)	7—21 (14)	5—13 (8)	72	50
15	27	16. 5.	6—9 (3)	—	6—18 (12)	—	83,5	—
16	29	15. 5.	7—16 (9)	3—6 (3)	9—15 (6)	8—14 (6)	50	25
17	14	17. 2.	12—13 (1)	12—13 (1)	23—43 (20)	23—29 (6)	87,5	71,5
18	19	19. 2.	9—12 (3)	7—>13 (>6)	21—32 (11)	19?—26 (7?)	86,5	26,5
19	22	16. 2.	6—12 (6)	5—10 (5)	14—22 (8)	11	55,5	8,5
20	31	18. 2.	7—9 (2)	4—5 (1)	10—16 (6)	10—15 (5)	89,5	60

Dem früheren Häutungsbeginn der Überlebenden an Kk müßte ein späterer Sterblichkeitsbeginn der „Todeskandidaten“ entsprechen. In Wirklichkeit setzt aber fast überall der Tod früher als an Fk ein, oder es sind — bei gleichem Anfangsdatum — doch an Kk zunächst mehr Tiere, die eingehen. Die Kurven der Absterbeordnungen überschneiden sich daher oft im weiteren Verlauf, da Fk zuletzt ja doch die höhere Sterblichkeit aufweist. Von dem beschriebenen Verhältnis macht nur der Sommerversuch

[1]) Fk-Versuche geschädigt (Salz ausgetrocknet).
[2]) Fichtenkeimlinge 2 Wochen alt.

mit Stadium I im Temperaturoptimum (Nr. 3) eine wesentliche Ausnahme, die zum Teil durch die besonders geringe Todesziffer an Kk veranlaßt wird. Außerdem sind die Fk-Versuche in 27 und 22° (Nr. 3 und 4) durch einen technischen Fehler (Salz ausgetrocknet) geschädigt, wie schon der Vergleich mit den Ergebnissen in den übrigen Temperaturstufen vermuten läßt.

Der frühe Tod der Kk-Tiere kann nur bedeuten, daß der konstitutionsmäßig schlechteste Teil jeder Population hier mehr gelitten hat als an Fk. Hierzu müssen Beobachtungen gefügt werden, die das grundsätzlich verschiedene Aussehen der gestorbenen Raupen betreffen. Die Toten aus den Kk-Versuchen, die übrigens noch zu Lebzeiten mehr als die Fk-Tiere fraßen, hatten einen aufgeschwemmten, polyederhaft anmutenden Leib, während die Tiere, die an Fk zugrunde gingen, ebenso wie auch sonst unterernährte Raupen, zusammengeschrumpft und trocken waren. Der Polyederverdacht bestätigte sich bei der Sektion nicht. Es muß angenommen werden, daß Kiefernkeimlinge, obgleich sie mehr und frühere Häutungen ermöglichen, auch gewisse Stoffe enthalten, die den schwächeren Tieren schädlich sind.

In der überwiegenden Anzahl der Versuche hört die Sterblichkeit an Kk auch wieder früher auf. Das ist nicht weiter verwunderlich, solange der Sterblichkeitsanteil an Fk größer ist. Denn dadurch werden hier ja auch gesündere Tiere miterfaßt, die sich länger am Leben halten können. Besonders gilt das für die Prüfung der II. Stadien im Winter 1937 (Nr. 17 bis 20), wo der vorzeitige Entzug der Nahrung vor allem die Fk-Tiere in Mitleidenschaft zog, weil für sie die gleiche Zeitspanne noch weniger genügte, um für die Häutung ausreichende Nahrung aufzunehmen. Doch ist die Sterblichkeit an Kk auch in den Versuchen früher beendet, in denen ihr Umfang dem an Fk nahekommt, nämlich in den Versuchen des Winters mit dem Stadium I (Nr. 7 bis 11), ferner im Sommer in 14 und 31° (Nr. 1 und 6), und bei dem Stadium II in 22° (Nr. 13). Die Ursache hierfür ist abermals in den vergiftungsähnlichen Erscheinungen durch Kiefernkeimlinge zu erblicken, die den Tod beschleunigt herbeiführen.

Die letzten Tiere an Kk häuten sich im allgemeinen bedeutend früher als an Fk, obgleich am Fk-Futter meist weniger Häutungen stattfinden. Darüber hinaus sind die Variationsbreiten kleiner, sofern an Fk nicht allzuwenig Tiere überlebten. Beide Vorgänge also: die Häutungen und die Sterblichkeit sind an Kk zeitlich etwas vorverlegt im Vergleich zu Fk. In der Reihenfolge dieser Abläufe besteht der schon früher erwähnte (S. 178) Unterschied bei den untersuchten Raupenstadien: Während bei dem I. Stadium die ersten Häutungen nach dem Auftreten der ersten Toten erfolgen, verhält es sich im II. Stadium gerade umgekehrt. Besonders ausgeprägt ist die Umkehrung bei jenen Versuchen, wo mit dem eintretenden Futtermangel die Zahl der Häutungen vermindert und ihre Variationsbreite verkürzt wird, die Sterblichkeit aber zum üblichen Zeitpunkt beginnt (Nr. 17

bis 20). Dadurch haben wir die ersten Toten sogar erst nach den letzten Häutungen. In den anderen, den Sommerversuchen mit Raupen II (Nr. 13 bis 16) sehen wir nun, daß Häutungs- und Absterbefolge an Fk längere Zeit nebeneinander herlaufen als an Kk. Das besagt, daß für alle Tiere an Kk, die sich von einem bestimmten Zeitpunkt an noch nicht gehäutet haben, die Sterbewahrscheinlichkeit größer ist als für ebenso viele noch nicht gehäutete Tiere an Fk. — Auch hier erkennt man wieder den bezeichnenden Einfluß der Kk-Nahrung, der die Population in zwei scharf getrennte Gruppen teilt, in eine, welche sich bald häutet, wodurch eine andere übrig bleibt, welche dann verhältnismäßig schnell zugrunde geht. — In den Winterversuchen mit IIern (Nr. 17 bis 20) ist dieser Gegensatz der Futterarten durch die Einwirkung des Hungers bereits etwas verwischt.

b) Verschiedene Nadelhölzer

Hier verdienen eine Reihe von Nadelhölzern Beachtung, die im Forstbetrieb oder als Zierbäume gelegentlich angepflanzt werden.

Von dem Formenkreis *Pinus* wurde *P. banksiana*, *strobus*, *cembra* und *nigra* ausgewählt. Diese Reihenfolge gibt auch gleich die Abnahme des Nahrungswertes wieder, wobei *P. silvestris* (= K) zwischen die Banks- und Weimutskiefer einzuschieben ist.

Daß die Weimutskiefer in physiologischer Hinsicht sehr hinter K zurücktritt, ist schon aus den Freilandbeobachtungen der Tab. 46 zu ersehen. Hier diente ein gleichaltriger, 39jähriger Bestand, der nur aus diesen beiden Baumarten zusammengesetzt war, als Untersuchungsobjekt. Der Unterschied in der Raupenentwicklung hielt auch noch lange über die letzten Aufzeichnungen vom 10. Juni hinaus an. Vorjährige Nadeln der Weimutskiefer waren für das I. Stadium zu hart. Und da die Bäume besonders spät im Frühjahr trieben, mußten die Eiraupen im Freiland außerdem zunächst wahrscheinlich hungern. Im II. Stadium werden junge Nadeln noch bedeutend besser verarbeitet. An ihnen konnten sich in 29° 56,5% häuten, an vorjährigen nur 13%. In 22° jedoch kamen an alten Nadeln sowohl von Weimutskiefern wie von Zirbelkiefern fast 100% der Raupen zur Häutung. Die Altnadeln dieser Bäume sind also besser zu bewältigen als jene von K (S. 186). Zirbelkiefer folgt in physiologischer Beziehung erst in weitem Abstand. In 14° waren z. B. die Hälfte der am 9. Juni angesetzten Raupen IV gehäutet an F und Douglasie nach 8 Tagen, an K nach $9^1/_2$, an Weimutskiefer nach 11, schließlich an Zirbelkiefer erst nach $19^1/_2$ Tagen. Sterblichkeit trat in dieser Versuchsreihe nirgends auf. Dagegen äußerte sich der mäßige Wert von Zirbelkiefer in 29° durch eine Sterblichkeit von 83,5%, dem für die Douglasie nur 8 und Weimutskiefer 13% gegenüberstanden. Von der Schwarzkiefer endlich wurden weder junge Triebe noch alte Nadeln von den beiden ersten Raupenstadien angenommen. Auch für ältere Raupen bildete diese Art eine unzulängliche Nahrung.

Die noch ausstehenden Nadelhölzer seien mit F verglichen. Es handelt sich um *Picea pungens*, die besser war als F, ferner Douglasie, die etwa auf der gleichen Stufe stand, und Tanne, die an letzter Stelle kam. Von diesen Arten außer der zuletzt genannten wurden auch *P. strobus* und *P. cembra* übertroffen, wie die soeben genannten Zahlen für 14° ergaben.

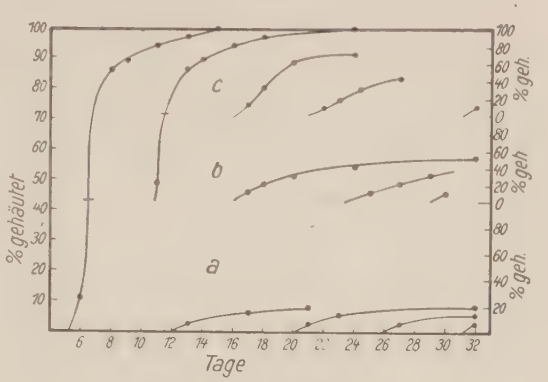

Abb. 8. Die Häutungsfolgen bei Durchzucht an Blautanne in 22°. Sommer 1936. Näheres im Text

Ebenso wie an F werden an den drei Arten Blautanne, Douglasie und Tanne die diesjährigen Triebe bis einschließlich zum III. Stadium bevorzugt. Doch sind im Gegensatz zu F auch alte Nadeln imstande, einzelnen Raupen des II. Stadiums zur Häutung zu verhelfen. Diese beiden Tatsachen kommen für Blautanne in Abb. 8 klar zum Ausdruck:

Die Gesamtpopulation wurde im Stadium I noch einheitlich mit jungen Trieben gefüttert. Ihre Häutungsfolge zum Stadium II gibt von links beginnend die erste Kurve wieder. Annähernd die Hälfte der Tiere, die sich zuerst gehäutet hatte, wurde nun an alte Nadeln gesetzt. Ihre weiteren Häutungen stellen die Kurven im unteren Teil der Abbildung bei a dar. Infolge des schädigenden Faktors starben 80% dieser Raupen II. während sich die übrigen 20% zwei Tage später zu häuten begannen als die normal weiter gefütterte schwächere Hälfte der Ausgangspopulation. Deren vollständige Häutung zum Stadium III gibt die obere zweite Kurve wieder. Wieder wurden die Ersthäuter an alte Nadeln gesetzt (b), so daß sich die Kurve für die 3. Häutung auch noch einmal teilt. Trotz der besseren Konstitution starben wieder mehr Tiere als von den Nachzüglern c, die mit Jungtrieben weiter gefüttert wurden. Der Rest erlitt zum Teil starke Häutungsverzögerungen; die große Variationsbreite wird an der lang ausgezogenen Häutungskurve sichtbar. Die erlittene Schädigung zeigte sich auch noch in der nächsten 4. Häutung darin, daß sie erst zwei Tage später als an den Raupen c einsetzte. Die drei Teilpopulationen wurden noch bis zum Beginn der 5. Häutung weitergezogen. Nun kam plötzlich wieder die verschiedene Konstitution zum Durchbruch. Die Überlebenden der Pop. c, die ja das letzte Viertel der Ausgangspopulation darstellt, erlitten so große Verzögerungen, daß Pop. b zwei Tage früher Raupen VI hervorbringen konnte. Auch Pop. a hat sehr aufgeholt, indem sich die erste Häutungsdifferenz zu Pop. b von vier Tagen auf zwei verringert hat und entsprechend die zu Pop. c von zwei Tagen auf Null.

c) Alle übrigen Pflanzenarten

Außer den bisher untersuchten Hauptfutterarten wurden so gut wie alle Pflanzen, die im Walde als Nahrung für die Nonne in Betracht kommen können, einer näheren Prüfung unterzogen. Sie wurden nur unter optimalen Bedingungen geboten: in 22° und über KNO_3; denn es handelte sich darum, festzustellen, ob sie überhaupt für die Nonne genießbar sind.

Als Ergebnis dieser eingehenden Versuche (Durchzuchten und Stadienprüfungen) können wir zunächst eine lange Reihe von Pflanzenarten (Gruppe A in Tabelle 19) zusammenstellen, welche keiner Raupe, wie alt sie auch sein mag, die Häutung zum nächsten Stadium erlauben.

Tabelle 19

Gruppierung der untersuchten Futterarten nach ihrem Nahrungswert für Nonnenraupen

A. Keine Häutung möglich

Taxus baccata L.	Eibe
Salix aurita L.	Ohrweide
Salix viminalis bast.	Korbweide
Ulmus effusa L.	Flatterulme
Ulmus scabra Miller	Bergulme
Berberis vulgaris L.	Sauerdorn
Pirus communis L.	Birne
Sarothamnus scoparius Wimmer	Besenginster
Robinia pseudacacia L.	Robinie
Oxalis acetosella L.	Sauerklee
Populus nigra L.	Schwarzpappel
Populus alba L.	Silberpappel
Alnus glutinosa Gaertner	Schwarzerle
Ilex aquifolium L.	Stechpalme
Acer campestre L.	Feldahorn
Rhamnus frangula L.	Faulbaum
Rhamnus cathartica L.	Kreuzdorn
Daphne mezereum L.	Seidelbast
Cornus sanguinea L.	roter Hartriegel
Ligustrum vulgare L.	Liguster
Fraxinus excelsior L.	Esche
Platanus acerifolia Willd.	Platane
Aesculus hippocastanum L.	Roßkastanie
Sambucus nigra L.	Holunder
Vitis vinifera L.	Wein
Lichenes	Flechten
Polypodiaceae	Farne
(Evonymus europaea L.	Spindelbaum
Juglans regia L.	Walnußbaum
Syringa vulgaris L.	Flieder
Ribes grossularia L.	Stachelbeere
Rubus fruticosus L.	Brombeere

Bryophyta	Moose
Graminea	Gräser
Brassica	Kohl)

B. Vereinzelte Häutung, frühestens ab Stadium II, keine Fortpflanzung möglich

Juniperus communis L.	Wacholder
Pinus nigra Link	Schwarzkiefer
Populus tremula L.	Espe
Ulmus campestris L.	Feldulme
Prunus avium L.	Süßkirsche
Acer platanoides L.	Spitzahorn
Acer pseudoplatanus L.	Bergahorn
Tilia platyphyllus Scopoli	Sommerlinde
Tilia ulmifolia Scopoli	Winterlinde
Calluna vulgaris Salisbury	Heide
Vaccinium vitis idaea L.	Preißelbeere
Betula pubescens var. *carpatica* W. u. K.	Moorbirke

B2. Häutung ab Stadium I, keine Fortpflanzung

Alnus incana DC.	Grauerle
Pirus aucuparia Gaertner	Vogelbeere

C. Häufige Häutungen in jedem Stadium und Fortpflanzung

Pirus torminalis Ehrh.	Elsbeere
Rosa canina L.	Rose
Prunus serotina Ehrh.	Späte Kirsche
Prunus spinosa L.	Schlehe
Prunus padus L.	Trauben-, Vogelkirsche
Betula verrucosa Ehrh.	Weißbirke

D. Vollzählige oder fast vollzählige Häutungen und Fortpflanzung

Salix alba L.	Silberweide
Salix viminalis L. und andere *Salices*	Korbweide
Corylus avellana L.	Hasel
Cydonia vulgaris Persoon	Quitte
Crataegus monogyna Jacquin	Weißdorn
Crataegus oxyacantha Gaertner	Weißdorn
Pirus malus L.	Apfel
Vaccinium uliginosum L.	Trunkelbeere
Vaccinium myrtillus L.	Heidelbeere
Larix decidua Miller	Lärche
Carpinus betulus L.	Hainbuche
Quercus robur L.	Sommereiche
Quercus sessilis Ehrh.	Wintereiche
Fagus silvatica L.	Buche

C. und D.

Picea excelsa Link	Fichte
Pinus silvestris L.	Kiefer
Pinus strobus L.	Weimutskiefer

Pinus cembra L.	Zirbelkiefer
Pinus banksiana L.	Bankskiefer
Abies alba Miller	Tanne
Picea pungens	Blautanne
Pseudotsuga Douglasi	Douglasie

Als Voraussetzung ist natürlich ebenso wie bei exakten Hungerversuchen besonders wichtig, daß die geprüften Raupen seit der letzten Häutung kein anderes Futter erhalten haben. Diese Bedingung ist im Experiment leicht zu erfüllen, weil frisch gehäutete, insbesondere ältere Raupen, viele Stunden nichts zu sich nehmen, so daß sie rechtzeitig von den übrigen getrennt werden können.

Um die Aufzählung zu vervollständigen, sind in Klammern die einheimischen Arten noch hinzugefügt, die nach unwidersprochen gebliebenen Literaturangaben vollständig vom Raupenfraß verschont bleiben, von mir aber nicht geprüft wurden. (Himbeere, von Wilke noch als abgelehnt angegeben, wird nach neueren Untersuchungen von Eckstein [1938] gut gefressen.)

Andererseits finden sich in meiner Zusammenstellung auch einige Bäume, die gelegentlich als Fraßpflanzen angegeben werden. Tatsächlich können wir bei den aufgeführten Arten unterscheiden zwischen solchen, die überhaupt verschmäht, und solchen, die wenigstens benagt werden. Diese Unterscheidung wird für Stadium I am sichersten durch die Lage der Absterbeordnungen getroffen. Der bloße Augenschein trügt hier leicht, weil die Fraßspuren oft sehr geringfügig sind, und speziell die Eiraupen auch ohne jede Nahrungsaufnahme Kotkrümchen produzieren.

Für die Abb. 9 ist, um die Übersichtlichkeit zu wahren, nur eine bezeichnende Auswahl aus den geprüften Pflanzenarten zur Darstellung gebracht. Der Absterbeordnung bei totalem Hunger kommen alle Populationen nahe, die die verabreichte Nahrung nicht anrühren. Je mehr die betreffende Nahrung angenommen wird, desto größer wird die Variationsbreite. Der Sterblichkeitsbeginn verschiebt sich zunächst nur

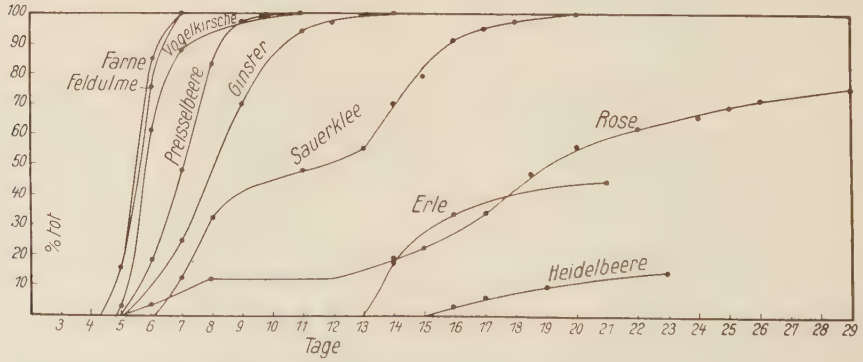

Abb. 9. Die Absterbeordnungen des Stadiums I an verschieden schlechten Futterarten in 22°. Sommer 1936

wenig, weil die Unterschiede dieser äußerst ungünstigen Futterarten sich bei den schwächsten Tieren noch gar nicht auswirken können. Zu den Pflanzen, die nach unserer Abb. 9 nicht angenommen werden, gehören sicherlich Feldulme und die Farne. Denn ihre Absterbeordnung entspricht derjenigen bei totalem Hunger. Während die Farne aber auch für alle älteren Raupenstadien keine Häutung zulassen, ist Feldulme nicht in der Gruppe A verzeichnet, weil an ihr vom Stadium III an ab und zu Häutungen zustande kommen. Wie die länger ausgezogene Absterbeordnung bei Preißelbeere und Sauerklee zeigt, sind dies Pflanzen, die schon mehr oder weniger gut befressen werden. In späteren Stadien erfolgen aber nur an Preißelbeere manchmal Häutungen. Die Fraßverhältnisse im I. Stadium sind also nicht für die übrigen Stadien maßgebend. Nur wenn Häutungen zum Stadium II erfolgen, wie die nicht zu Ende führenden Absterbekurven für Rose, Erle und Heidelbeere anzeigen, sind regelmäßig Häutungen an solchen Futterarten auch in allen späteren Stadien anzutreffen, mindestens bei Stadienprüfungen, also besserer Vorzucht.

Zunächst haben wir aber in eine zweite Gruppe B alle diejenigen Pflanzen aufzunehmen, die ganz wenigen kräftigen Tieren eines höheren Stadiums die Häutung erlauben, aber für das Stadium I noch durchaus unzureichend sind, wie wir an Feldulme und Preißelbeere erkennen konnten. Alle diese Pflanzenarten bilden also für die Nonnenraupen gewissermaßen dieselben Lebensgrenzen in der Ernährung, wie sie z. B. in der Temperatur durch die Werte von 11 und 29° bezeichnet werden. Sie werden daher besonders aufschlußreich sein hinsichtlich der physiologischen Reaktionen der Raupen.

In Tabelle 20 ist der früheste Häutungsbeginn bei Stadienprüfungen mit Raupen IV angegeben. Es wurden nur einige Vertreter der einzelnen Gruppen ausgewählt, diese aber zum Teil aus beiden Versuchsjahren, um

Tabelle 20

	1936 Futter	Beginn der Häutung			1937 Futter	Beginn der Häutung in Tagen				Verpuppung	
		IV	V			IV	V	VI	VII	P	P %
B	Feldulme	11	18	B	Feldulme	13	21	35	—	46	—
	Bergahorn	11	—		Sommerlinde	24	—	—	—	—	—
	Spitzahorn	12	21	B2	Erle (Frucht)	10	25	32	35	—	—
B2	Erle (Laub)	9	17		Vogelbeere	11	18	22	—	34	6,5
C	Traubenkirsche	7	13	C	Traubenkirsche	7	14	—	—	31	33,5
	Rose	7	16		Rose	6	14	—	—	?	25
D	Trunkelbeere	5	14	D	Heidelbeere	5	11	19	—	23	Pol.
	Silberweide	5	11		E, F, K	5—7	10—12	—	—	—	—

die Übereinstimmung der Ergebnisse zu zeigen, durch die eine Anordnung in Gruppen wohl begründet erscheint. Die wenigen Überlebenden der Gruppe B weisen außerordentliche Verzögerungen auf. Oft hat es mit dieser einen Häutung sein Bewenden. Zum Beispiel häutete sich an Sommerlinde ein Tier nach 24 (!) Tagen, das dann auch bald starb. An einigen Arten jedoch gelang es, die Tiere noch über mehrere Häutungen, ja sogar zur Verpuppung zu bringen. Doch kam es nie zum Schlüpfen eines begattungsfähigen Falters. An Feldulme verpuppte sich ein Männchen nach mehr als 46 Tagen und an Spitzahorn ein Weibchen gar erst nach 74 (!) Tagen, während an den Hauptfutterarten die letzten Puppen meist 20 Tage nach der Häutung zum IV. Stadium gefunden wurden.

Im Freiland, unter den ungünstigeren Bedingungen, scheiden also auch diese Arten als Nahrung vollkommen aus. Die in Zeiten der Massenvermehrung von Förstern beobachtete Entlaubung mancher der aufgezählten Pflanzen wie der Ulmen und Ahorne, Wacholder und Preißelbeeren stellt einen reinen Notfraß dar, der die Raupen allenfalls ein wenig länger am Leben erhält, ihnen aber die Weiterentwicklung nicht ermöglicht. Die Entlaubung geht deswegen so schnell vonstatten, weil diese ungeeigneten Blätter meist gar nicht befressen, sondern an den Stengeln abgebissen werden. In den von uns beobachteten Nonnenrevieren bei Berlin konnten wir feststellen, daß nicht der geringste Fraß an Bergahorn, Vogelbeeren, Traubenkirschen, Preißelbeeren und Wacholder stattfand, während die von den Hauptfutterarten gebildeten Bestände stark besetzt, allerdings nicht kahl gefressen waren.

Im Verhalten der einzelnen Stadien ist eine steigende Bereitschaft zur Nahrungsaufnahme und damit auch zur Häutung wahrzunehmen. Denn die Tabelle 21 gibt an, daß sich unter den aufgeführten Pflanzen solche befinden, die den Raupen erst im III. oder IV. Stadium Häutungen ermöglichen. Es braucht dabei mit dem Fraßbeginn nicht notwendig der Häutungsbeginn einzusetzen, sondern er kann diesem ein Stadium voraus sein. Mechanische Einwirkungen kommen nur bei wenigen Arten in Frage, denn für die ersten Stadien wurden die Triebe auch hier u. a. un-

Tabelle 21

Gruppe B	Fraßbeginn im Stadium	Häutungsbeginn im Stadium
Preißelbeere	I	II
Wacholder	II	II
Heidekraut	II	II
Feldulme	II	III
Winterlinde	II	III
Sommerlinde	III	III
Flatterulme	III	IV
Spitzahorn	IV	IV

mittelbar nach dem Treiben gegeben. Bei Schwarzkiefer ist der mechanische Faktor trotzdem mitverantwortlich zu machen, vielleicht noch bei Preißelbeere und Heidekraut. An Wacholder benagten Raupen II eher alte als junge Triebe.

Endlich muß noch darauf hingewiesen werden, daß bei wiederholter Prüfung mit physiologisch höchstwertigem Tiermaterial vielleicht doch noch vereinzelte Häutungen an der einen oder anderen Futterart aus der Gruppe A erzielt werden könnten, z. B. Bergulme und andere Arten, die auch in meinen Versuchen schon von höheren Stadien gefressen wurden. Sie müßten dann zur Gruppe B gerechnet werden. Es ist ja klar, daß hier an den Lebensgrenzen schon ganz geringfügige Schädigungen durch Zweitfaktoren in den Versuchen zum Tode aller Tiere führen mußten.

Kehren wir zur Abb. 9 zurück, so ist bei Sauerklee aus dem Kurvenverlauf mit den beiden Höhepunkten der Sterblichkeit zu erkennen, daß sich hier schon die Trennung der angesetzten Eiraupen in die früher erwähnten zwei Gruppen von „Todeskandidaten" anbahnt. An der Rose prägt sich der zeitliche Abstand noch schärfer aus. Zugleich ist aus dem geringen Anteil der ersten Gruppe zu entnehmen, daß dieses Futter vor allem aus physiologischen und weniger aus mechanischen Gründen nicht geeignet ist, wie zu erwarten war. Die 25 % Häutungen erfolgten am 11. bis 15. Tag, also ungefähr in der Sterblichkeitspause. An Erle begann die Sterblichkeit überhaupt erst nach der Häutungsperiode, die vom 8. bis 14. Tag dauerte, wieder ein Zeichen dafür, daß auch dieses Futter nur physiologische Mängel besitzt.

Diese Pflanze bildet eine Gruppe ganz für sich. Obgleich sie bereits Häutungen im Stadium I zuläßt, waren mit dem Abschluß des Stadiums III 1936 100 % und 1937 80 % der Tiere gestorben, und es gelang mir ebenso wie Maercks nicht, Raupen zur Verpuppung zu bringen. Selbst Tiere, die erst als Raupen IV an die Erlenblätter gesetzt wurden, erlitten wieder sehr starke Häutungsverzögerungen, wie Tabelle 20 zeigt, und starben vorzeitig[1]). Eine ähnliche Entwicklung bedingen die Fruchtstände dieser Pflanze: nur werden die Häutungen noch mehr verschoben und die Raupen zu höheren Endstadien gezwungen (vgl. Kap. V), ohne sich aber zu verpuppen. Die Werte sind der Tabelle 20 zu entnehmen. Vogelbeere bildet insofern den Übergang zur nächsten Gruppe, als hier wenigstens Verpuppungen stattfanden. Falter gingen jedoch nicht daraus hervor.

In einer weiteren Gruppe C sind alle die Arten zusammengefaßt, an denen ein Teil der Raupen schließlich zur Verpuppung, zum Falterflug und zur Eiablage kommt. Gleichgültig, in welchem Stadium sie angesetzt wurden, sind diese Tiere immer der überlebende Rest einer größeren Ausgangspopulation und erreichen auch nur mit Verspätung ihr Ziel. Mit Aus-

[1]) Sattler (vgl. Anm. S. 160) jedoch gelang es, wenn auch mit großer Sterblichkeit, Nonnenraupen bis zum Falter an Erle aufzuziehen.

nahme von Bv stehen sie mit ihren Entwicklungszeiten zwischen den Versuchstieren der Gruppe B und denen, die an den eigentlich „geeigneten" Futterarten einer letzten zu besprechenden Gruppe D gehalten wurden.

Tabelle 22

Gruppe	Futter	Sterblichkeit in %				Häutungen in Tagen		
		I	II	III	I—III	I	II	III
B2	Grauerle	76,5	3,5	0	80	13	21	30
	Vogelbeere	6,5	76	10,5	93	7	15	30
					47	9	13	19
C	Elsbeere	9	19	19				
	Schlehe	67	6.5	0	73,5	8	16	21
	Traubenkirsche	35,5	13	3	51,5	7	12	17
	Rose	75	0	3,5	78,5	8	15	22
D	Korbweide	6,5	0	0	6,5	8	12	17
	Silberweide	9	0	0	9	7	11	15
	Trunkelbeere	20	0	0	20	7	11	16

Das geht deutlich aus den Tabellen 20 und 22 hervor. In Tabelle 22 ist auch die schon in den ersten drei Stadien sich zeigende hohe Sterblichkeit bei Durchzucht verzeichnet. Sie steigt aber bei den einzelnen Futterarten im Lauf der Raupenentwicklung sehr ungleichmäßig an. — Traubenkirsche, Elsbeere und Rose werden bald für das I. und auch höhere Stadien zu hart.

Zusammen mit den früher behandelten Hauptfutterarten dürfte Gruppe D eine ziemlich erschöpfende Übersicht der für die Nonne geeigneten Nährpflanzen abgeben. Als geeignet werden hier Pflanzen bezeichnet, die unter optimalen Verhältnissen eine fast hundertprozentige Aufzucht der Raupen gewährleisten. Hinzu treten vielleicht noch ein paar Weidenarten.

An sich sind die einzelnen Weidenarten ebenso wie Birken in der Wirkung außerordentlich verschieden. Zum Beispiel bildet *S. viminalis* eine hochwertige Nahrung, während ein Bastard dieser Pflanze, dessen anderer Elter nicht ermittelt werden konnte, überhaupt nicht angenommen wurde (A). Dann geht von sonstigen nahen Verwandten eine Reihe von der ganz unberührt gelassenen Birne (A) über die mäßigen *Pirus*-Arten der Vogelbeere und Elsbeere (C) zu dem hochwertigen Futter des Apfels (D). Ziemlich einheitlich werden dagegen alle Ulmen (A—B), Pappeln (A—B) und Ahorne (A—B) mehr oder weniger abgelehnt. Auch die *Prunus*-Arten (C), zu denen noch weitere als die untersuchten gehören dürften, bilden zusammen eine mittlere Nahrung. Wohin die nicht untersuchte Pflaume zu stellen ist, ist nach der Literatur nicht zu entscheiden.

Natürlich sind die aufgeführten Arten in der Gruppe D nicht einander gleichwertig. Über Apfel und Hasel besitzen wir die Untersuchungen von Maercks. Sie sind in die Nähe von Eiche und Hainbuche ein-

zuordnen. Von den übrigen Laubarten ist Heidelbeere die schlechteste, worauf schon das Zurückbleiben der Freilandraupen (Tabelle 46) und die in Abb. 9 dargestellte Sterblichkeit hinweist. Die anderen Pflanzen haben nicht die Verbreitung im Wald, die eine so eingehende Untersuchung wie der Hauptfutterarten rechtfertigen würde. Der Härtefaktor im Laufe des Jahres macht sich, abgesehen von den bereits behandelten Hauptfutterarten und Nadelhölzern, nur bei den Weißdornarten bemerkbar.

d) Samen

Es wurden die Samen der folgenden Pflanzen untersucht, von denen der Nahrungswert bekannt war: Eiche, Buche, Hasel, Fichte, Kiefer. Alle Samen wurden zur Fütterung geöffnet, um sie den Raupen zugänglich zu machen. (Die Fruchtstände von Birke und Erle sind unter diesen Pflanzen behandelt.)

Von allen Sorten blieb allein Eichel, die im hiesigen Laboratorium schon seit einiger Zeit für Winterversuche benutzt wird, zur Aufzucht von Raupen jeden Stadiums geeignet. Sie wurde auch in Vergleich gestellt zu im Gewächshaus angetriebenen Eichen, Fichten und Kiefern. Wie aus dem Häutungsbeginn in Abb. 4 ersichtlich ist, steht sie hierbei in der Durchzucht an dritter Stelle nach E und F vor K. Ziehen wir die Sterblichkeit des I. Stadiums in Betracht — in den folgenden Stadien bleibt sie unwesentlich —, so weist nicht nur K, sondern auch F erheblich höhere Ziffern auf als El. Diese Wirkung übt die mechanische Ungunst der Nadeln aus, während ihr physiologisch gleich einzuschätzender Wert den kräftigsten Tieren dieselbe Entwicklung erlaubt.

Im Laufe der Zeit büßen die Eicheln an Qualität ein, zumal wenn sie zu keimen begonnen haben. Die im Mai 1937 für Futterwechselversuche verwendeten Früchte des Vorjahres waren in 22° zwar gerade noch ausreichend, standen nun aber nicht nur hinter E, sondern auch hinter F, K und Bv zurück (Kap. IV). Bemerkenswert ist, daß alle Raupen, die mit El durchgezogen oder auch nur im Endstadium damit gefüttert wurden, als frisch geschlüpfte Puppen eine intensiv bläuliche Färbung aufwiesen, während normalerweise, d. h. bei jedem anderen Futter, Puppen mit noch weicher Hülle grün aussahen. Die von solchen Weibchen abgelegten Eier besaßen denselben eigentümlichen Farbton. Dabei war es gleichgültig, an welchem Futter die sie begattenden Männchen in ihrer Vorimaginalzeit gesessen hatten. Soweit die Eier befruchtet worden waren, verschwand das Blau bei der bald einsetzenden Ausfärbung wieder. Ferner wies schon Janisch (1936) darauf hin, daß die Augen der Falter weißgrünlich leuchten statt rot.

Endlich verhalten sich einzelne Eichenarten unterschiedlich. Zum Beispiel waren die Früchte von *Quercus lanuginosa* viel ungeeigneter als die sonst benutzten von *Quercus robur*.

Keine der übrigen oben erwähnten Samenarten ermöglichte den Raupen das Fortkommen auch nur zum nächsten Stadium. Ungeachtet dessen sind diese Nahrungen unter sich noch verschieden zu bewerten, je nachdem wie lange sie eine Population am Leben erhielten. Im I. Stadium und in 22° betrug die Variationsbreite der Sterblichkeit bei Apfelkernen 15—27, Bucheckern und Haselnüssen 4—22, Kiefern- und Fichtensamen 9—26 Tage. An Apfelkernen entsteht also für das I. Stadium eine Absterbefolge, die hinter den anderen liegt. Im ferner geprüften II. und IV. Stadium gelangten an diesen Samen manche Tiere sogar bis kurz vor die Häutung, also in jenen Zustand, wo sie mit vorgeschobenen Kopfkapseln regungslos an ihrer Unterlage angeklammert sitzen. Sie häuteten sich aber nicht, sondern blieben stecken und starben nun, wie aus Tabelle 23 zu entnehmen ist, sogar vor den anderen Individuen der Population. Ja, oft erfolgt der Tod solcher Tiere sogar früher als bei denen, die zum Vergleich ohne jede Nahrung angesetzt waren. Andererseits sterben die langlebigsten Tiere an Apfelkernen immer noch später als die entsprechenden Hungertiere. Bringen wir die Absterbeordnungen in Kurvenform, so finden also häufig Überschneidungen statt.

Tabelle 23

Apfelkerne	Sterblichkeit in Tagen			
	19° C	22° C	29° C	31° C
Stadium II				
Tiere vor der Häutung	16—18	kein Versuch	—	—
Tiere nicht vor der Häutung	20—34	„	11—17	7—20
zusammen	16—34		11—17	7—20
Hunger	19—31	kein Versuch	9—17	8—14
Stadium IV				
Tiere vor der Häutung	23—28	22—39	12—17	22
Tiere nicht vor der Häutung	29—47	29—43	19—22	15—21
zusammen	23—47	22—43	12—22	15—22
Hunger	27—46	25—42	11—17	10—24

e) Zur Polyphagie und ökologischen Valenz der Raupenstadien

Eine viel diskutierte und für die praktische Bekämpfung wichtige Frage ist die nach der verschiedenen ökologischen Valenz der einzelnen Raupenstadien. Auf Grund von Freilandbeobachtungen und Experimenten ist man häufig zu dem Schluß gelangt, daß die älteren Raupen erheblich widerstandsfähiger seien als besonders die Eiraupen. Diese Befunde gehen jedoch meist an der Tatsache vorbei, daß die Sterblichkeit, die schon im Stadium I unter den Raupen aufgeräumt hat, damit eine Auslese von gesunden Tieren geschaffen hat. Diese nun zur Beobachtung gelangenden Tiere können natürlich keinen einwandfreien Vergleich abgeben. Wenn

wir die Sterblichkeitsziffern vom Beginn der Raupenentwicklung an kennen, ist schon eher eine Deutung der Ergebnisse möglich.

Selbstverständlich reagieren Raupen der drei bis vier ersten Raupenstadien, je jünger sie sind, desto empfindlicher auf die mechanische Beschaffenheit des Futters, wie eingehend dargelegt wurde. In der Tabelle 24 sind daher nur Pflanzen aufgenommen, bei denen jeder mechanische Einfluß der Nahrung ausgeschlossen ist. Im Bereich von 19—29° tritt überhaupt keine nennenswerte Sterblichkeit auf. In 31° stellt sie den größten Anteil im Stadium III, für Buche im Stadium II; im Stadium I gewinnt sie vorerst nur an dem relativ schlechtesten Futter Lärche Bedeutung. Die tiefe Temperatur von 11° läßt dagegen die H- und L-Tiere schon zum großen Teil im Stadium I zugrunde gehen, während an den besseren Futterarten Eiche und Apfel noch viele Tiere das II., III. und weitere Stadien erreichen. Es erstreckt sich also die Sterblichkeit in schädigenden Temperaturen bei optimalem Futter zunächst auf die höheren Stadien, um erst bei schlechteren Futterarten auf die Eiraupen überzugreifen. Ähnlich fand Maercks (1935) bei Durchzuchten mit dem Kohlweißling erst mit Zunahme der schädigenden Temperatur Sterblichkeit auch im I. Stadium. Doch ist es wohl unzulässig, hieraus auf eine geringere Empfindlichkeit der Raupen I zu schließen. Denn es ist bei allen Durchzuchten unter konstanten ungünstigen Bedingungen mit einer zunehmenden Schädigung zu rechnen, welche je nach der Einwirkung eines zweiten Faktors, in meinem Falle der Futterqualität, früher oder später Ursache für das Einsetzen der Sterblichkeit wird.

Tabelle 24

Stadium	Sterblichkeit in %																		
	31° C				29° C			27° C			22° C 19° C	14° C			11° C				
	Bu	E	H	L	E	H	L	E	H	L	L E H	E	H	L	E	H	L	Apfel	
I	3	7	0	19.5	0	0	0	0	0	6	0	0	0	24	18	36.5	44	10	
II	67	34,5	24	11	3	0	0	0	0	0	0	3	0	3,5	22	10,5	18	7	
III	30,5	50	67	63	0	0	3	0	3	0	0	3	0	0	22	7	9	10	

Klarheit können uns nur Stadienprüfungen bringen, in denen in jedem Stadium konstitutionsmäßig gleichartig zusammengesetzte und nicht geschädigte Populationen untersucht werden. Das bedingt eine optimale Aufzucht und 0% Sterblichkeit, die bei sorgfältiger Pflege durchaus möglich ist. Diese Voraussetzung ist bei allen folgenden Versuchen erfüllt.

Der Empfindlichkeitsunterschied muß besonders deutlich bei den ungünstigen Notfutterarten hervortreten (Kap. Bc). Unter diesen sind nun eine Reihe von — mechanisch einwandfreien — Futterarten in Gruppe B (Tabelle 19) vereinigt, die dem Stadium I keine Häutung ermöglichten, wohl

aber den folgenden Stadien. Ähnlich ist vielleicht die an Bv (und Bp?) beobachtete Sterblichkeit im Stadium I aufzufassen, die bei älteren Raupen ganz aufhört. Mithin ist im Stadium I mindestens die Polyphagie weniger ausgeprägt. — An dieser Stelle sei auch auf den Verlauf der Polyederkrankheit hingewiesen. In jeder von Beginn an befallenen Zucht trat bereits im Eiraupenstadium starke Sterblichkeit auf. Auch die besten Tiere jeder Population erlitten starke Entwicklungsverzögerungen. In den folgenden Raupenstadien ließ die Sterblichkeit nun verhältnismäßig nach, um am Ende bei mittlerem bis schwerem Krankheitsbild wieder so zuzunehmen, daß kaum eine Raupe zum Falter gelangte.

Was die letzten Stadien anbetrifft, so bemerken wir, daß auch die an den Futterarten der eben genannten Gruppe B sich entwickelnden Tiere meist in oder vor der Verpuppung absterben. Erlenfutter ließ auch bei Stadienprüfungen überhaupt keine Verpuppung zu. Tatsächlich ist in der Tabelle 25 bei Stadienprüfungen mit dem V. und VI. Stadium in 31° zu erkennen, daß offenbar das Endstadium wieder besonders empfindlich ist. Die zahlreichen überlebenden Raupen aus dem V. Stadium gingen noch in das VI. Stadium über, während von der Mehrzahl der Toten des VI. Stadiums angenommen werden darf, daß sie im Endstadium standen. — Ein Wort noch zu den sogenannten Notverpuppungen, die nicht als Zeichen für besondere Widerstandsfähigkeit der alten Raupen ausgelegt werden dürfen. Sie wurden häufig bei aus dem Freiland entnommenen Raupen, die man dann hungern ließ (Ambros 1938), beobachtet. Sie erklären sich wohl daraus, daß diese Tiere bereits im Endstadium standen und während desselben noch Futter aufgenommen hatten. Mit dem gleichen Recht könnte man aber bei jüngeren Raupen von „Nothäutungen“ sprechen, die auch schon eintreten können, wenn auch nur am Beginn eines Stadiums geeignetes Futter gefressen wurde. Dagegen müssen alle seit Eintritt des betreffenden Stadiums hungernden Raupen sterben, ohne sich gehäutet bzw. verpuppt zu haben.

Die physiologischen Unterschiede des II. bis zum IV. Stadium sind geringer, aber doch vorhanden. Das zeigen zunächst wieder die Futterarten der Gruppe B in Tabelle 19. Dort fanden wir eine mit den Stadien zunehmende Fraß- und Häutungsbereitschaft. Dann sei an die Versuche mit Apfelkernen erinnert, wo im IV. Stadium Tiere aus vier Temperaturstufen bis kurz vor die Häutungen gelangten, im II. Stadium in 31 und 29° nicht mehr und im I. Stadium nicht einmal mehr im Optimum von 22°. Sehen wir uns in der gleichen Tabelle 23 die Sterbezeiten bei absolutem Hunger an, so erfolgte der Tod im IV. Stadium beträchtlich später als im II. Stadium. — Im I. Stadium setzt er noch viel früher ein als im II. Stadium. Hier stehen mir andere Hungerversuche mit genügend gekältetem Sommermaterial zur Verfügung. In 22° betrug die Variationsbreite in der Sterblichkeit für das II. Stadium 12—24 Tage, für das I. Stadium nur 4—8 Tage (vgl. auch Abb. 9). Das Ergebnis ist nicht

überraschend. Denn es wurde bereits darauf hingewiesen, daß auch in Futterversuchen im Stadium I die ersten Toten ziemlich früh, nämlich vor den ersten Häutungen auftreten im Gegensatz zu den folgenden Raupenstadien. Im Endstadium scheint der Tod bei total hungernden Tieren wieder besonders früh einzusetzen.

Tabelle 25

	Sterblichkeit in % 31° C				
	E	Bu	F	K	B
V	6,5	6,5	6,5	6,5	40
VI	10	30	50	30	100

Wir haben also offenbar eine Beziehung zwischen der Widerstandsfähigkeit der einzelnen Raupenstadien und dem Eintritt des Todes bei totalem Hunger, dergestalt, daß mit empfindlicheren Raupenstadien frühere Sterblichkeit einhergeht.

Vielleicht steht damit in Zusammenhang, daß das Eiraupen- und das Endstadium der Nonnenraupe die größten Werte in bezug auf die Zeit bis zur Häutung bzw. zur Verpuppung (s. Abb. 6 u. Tabelle 35) besitzen.

Die längere Lebensfähigkeit der Raupen II—IV mag in unseren Versuchen wohl auf den optimalen Vorzuchtverhältnissen beruhen, die den Tieren Reservestoffe und gesteigerte Widerstandsfähigkeit verleihen, während die Eiraupen, solange sie noch keinerlei Nahrung aufgenommen haben, an „nichts" zu zehren haben, und die Raupen im Endstadium zur Verpuppung wieder besonders reichliches und günstiges Futter benötigen. Die Empfindlichkeit der Raupenstadien ist also in kein Schema zu bringen, sondern wird sich vornehmlich nach ihrem Vorleben richten. — Dazu steht das Aufholvermögen, das wir bei Bv festgestellt haben und dem wir auch bei den Futterwechselversuchen noch begegnen werden, nicht in Widerspruch, da es sich nur bei besser werdenden mittleren bis optimalen Bedingungen äußert. Die Vorzüge eines Dauerfutters jedoch lassen mit der Abnahme des Nahrungswertes nach.

Ein II. Teil folgt

II. Teil

Inhaltsverzeichnis

		Seite
III.	Der Einfluß des Hungers	408
IV.	Der Einfluß des Futterwechsels	412
V.	Der Einfluß des Futters auf die letzten Raupenstadien und die Vermehrung	420
	a) Häutungszahl und Endstadium	422
	b) Gesamtentwicklungsdauer und Protandrie	431
	c) Eizahl	433
	d) Falterschlüpfen	435
	e) Sexualindex	435
VI.	Freilandbeobachtungen und Wahlversuche	436
VII.	Die Ergebnisse und ihre praktische Bedeutung	440
VIII.	Zusammenfassung	445
IX.	Schrifttum	447

* * *

III. Der Einfluß des Hungers

Versuche mit hungernden Tieren erwiesen sich zunächst als Kontrollversuche notwendig. Sie dienten als Vergleich zu besonders ungünstigem Futter und sollten ermitteln, ob dieses überhaupt noch angenommen wurde.

Wenn der Hunger zeitweise als Schadfaktor in die verschiedenen Futterversuche eingeschaltet wird, steht zu erwarten, daß die physiologischen Unterschiede der Nahrung schärfer zutage treten. Das zeigt z. B. folgende Versuchsreihe.

Eine Stammzucht wurde nach der 3. Häutung aufgeteilt und blieb — noch in 22° — verschieden lange ohne Nahrung. Nach den jeweiligen Hungerfristen wurden die Tiere in 27° gebracht und an E bzw. K gesetzt. Die Häutungsfolgen zum Stadium V gibt Abb. 10 wieder, und zwar bedeuten die Ziffern an den Kurven die Zahl der Tage, die die einzelnen Populationen gehungert hatten. An E konnten sich nach ein und selbst nach zwei Tagen anfänglichen Hungers alle Tiere noch häuten. Doch machte sich der Einfluß des Hungers durch Häutungsverzögerung für die ganze Population bemerkbar. Sie hatte für die meisten Tiere den gleichen Wert — mit anderen Worten: die Variationsbreite war kaum gestiegen gegenüber den nicht hungernden Tieren, wie der fast parallele Verlauf der Kurven erkennen läßt. Die Verspätung betrug einen bzw. zwei Tage, also gerade ebenso viel, wie den Tieren außerdem durch die Einschaltung der Hungertage verloren gegangen war. An K verursachte eintägiger Hunger schon 25% und zweitägiger 66% Sterblichkeit. Im zweiten Versuch nahm die Häutungsverzögerung der Überlebenden bereits um zwei statt um einen Tag zu, und nach drei Tagen Hunger konnte sich überhaupt kein Tier an K mehr häuten. An E waren es dann immer noch 60% und nach vier Tagen 20%. Doch verschob sich der Häutungsbeginn nun auch hier sehr, er setzte erst am $7^1/_2$. bzw. 11. Tage ein.

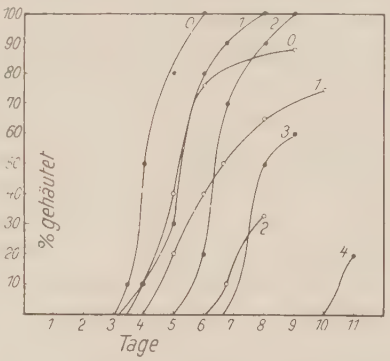

Abb. 10. Die Häutungsfolgen der 4. Häutung bei Stadienprüfung und Hunger von verschiedener Zeitdauer an K (o) und E (•) in 27°. Die Ziffern an den Häutungskurven bezeichnen die Zahl der Hungertage nach der 3. Häutung. Sommer 1936

Es geht aus diesen Versuchen hervor, daß der physiologische Unterschied der Futterarten desto deutlicher zutage trat, je stärker (bis zu einer bestimmten Grenze) als schädigender Zweitfaktor der Hunger einwirken konnte.

Eine Reihe von im Sommer 1937 durchgeführten Hungerversuchen ist in Tabelle 26 niedergelegt. Sämtliche Tiere dieser Versuche entstammen einer Stammzucht aus 22° und wurden als Stadienprüfung in 27° angesetzt.

Wie entscheidend für die physiologische Reaktion wieder die Auslese aus der Variationsbreite ist, zeigen die drei zuerst angeführten Versuche. Die später angesetzten, d. h. konstitutionsmäßig schwächeren Tiere starben bei Einwirkung von Hunger erheblich schneller ab. Im folgenden dürfen daher im allgemeinen nur die Versuche mit gleichem Ansetzdatum verglichen werden.

Wenn zwei Tage Hunger zwischengeschaltet wurden, starben bereits alle K-Tiere, an E nur 70%, und auch von diesen lebten die letzten

Tabelle 26

Art des Hungers	Futter	Angesetzt	Häutungen in %	Häutungen in Tagen	Sterblichkeit in Tagen
V. Stadium					
Total	—	8. 7.	0	—	4—7
	—	9. 7.	0	—	3—5
	—	10. 7.	0	—	2—4
Intermittierend 2 Tage	K	9. 7.	0	—	3—11
	E	9. 7.	30	6—14	3—19
Intermittierend 1 Tag	Bp	9. 7.	0	—	4—14
	K	9. 7.	5	10	4—12
	E	9. 7.	44,5	8—10	7—16
Am Ende nach 2 Tagen	Bp	11. 7.	0	—	4—6
	K	11. 7.	0	—	5—8
	E	11. 7.	40	3	4—14
Am Beginn 2 Tage lang	Bp	8. 7.	23,5	11—15	3—10
	K	8. 7.	37	8—11	3—18
	E	8. 7.	40	7—10	3—15
Ohne	Bp	11. 7.	45	6—13	4—12
	K	12. 7.	35,5	5—11	7—17
	E	12. 7.	100	4—10	—

Art des Hungers	Futter	Angesetzt	Häutungen und Verpuppungen in %	Häutungen und Verpuppungen in Tagen	Sterblichkeit in Tagen
VI. Stadium					
Total	—	14. 7.	0	—	4—5
	—	15. 7.	0	—	3—5
Intermittierend 1 Tag	Bp	16. 7.	0	—	4—10
	K	17. 7.	0	—	3—19
	E	18. 7.	0	—	3—23
Am Ende nach 3 Tagen	Bp	15. 7.	0	—	3—10
	K	16. 7.	6	12	3—14
	E	15. 7.	45	4—10	6—15

länger. - Wurde jeden zweiten Tag gefüttert, so vermochte sich an K noch ein Tier zu häuten, an E sogar 44,5%, nur am schlechtesten Futter Bp starben alle. Die Lebensdauer der ersten „Todeskandidaten" ist größer geworden, besonders bei den E-Tieren. — Wenn nach zwei Tagen nicht mehr gefüttert wurde, so reichte die bisher aufgenommene Nahrung für K- und Bp-Tiere noch nicht zur Häutung aus, wenn sich

auch erstere noch länger am Leben erhielten. Die Bp-Tiere lebten wenigstens noch länger als im entsprechenden totalen Hungerversuch. — Hungerten die Tiere am Anfang gleich nach der Häutung, so verhalfen die einzelnen Futterarten ihnen zur nächsten Häutung auch hier in einem Umfang und einer Zeit, die ihrem verschiedenen Futterwert entsprach: Bei zwei Tagen Hunger verschob sich der Häutungsbeginn von sieben Tagen an E über acht an K bis auf elf Tage an Bp; ebenso der Häutungsanteil von 40% an E und 37% an K auf nur 23,5% an Bp. Bei der normalen Stadienprüfung ohne Hungereinwirkung ist zu beachten, daß hier für K und E nur noch Nachzügler zur Verfügung standen, wodurch die hohe Sterblichkeitsziffer an K erklärt wird. Sie übertrifft sogar diejenige an Bp, weil der betreffende Versuch einen Tag später angesetzt wurde. Trotzdem setzten die Häutungen an allen drei Futterarten viel früher ein als bei allen irgendwie durch Hunger geschädigten Tieren. Besonders im Vergleich zu den gleich nach der Häutung hungernden Tieren ist festzustellen, daß deren späterer Häutungsbeginn nicht nur durch die zusätzliche Hungerzeit von zwei Tagen hervorgerufen wird, sondern es wird auch durch den Hungerfaktor an sich eine weitere Verzögerung von einem (E, K) bis drei (Bp) Tagen verursacht[1]). Dabei stellten diese Versuchstiere bei dem frühen Ansetzdatum der Konstitution nach sicherlich die besten Tiere dar.

Nach schlechtem Vorfutter setzt dagegen, wie aus den Futterwechselversuchen (vgl. Kap. IV) ersichtlich sein wird, Häutungsbeschleunigung ein. Ein Vergleich ist jedoch nicht zulässig. Denn in den vorliegenden Versuchen fällt der Hunger mit der anschließenden Fütterung in das gleiche Stadium, während zwischen dem Futterwechsel eine Häutung eingeschaltet ist.

Auch im IV. Stadium spielt verschiedenes Ansetzdatum, d. h. die physiologische Konstitution eine Rolle (Tabelle 26).

Die spät angesetzten, also schwächeren Tiere zeigen einen früheren Beginn der Sterblichkeit. Das bessere Futter verriet sich aber doch noch in allen Versuchen durch längere Lebensdauer der zuletzt Sterbenden. Bei den Tieren, die sich noch häuten konnten, als sie nach drei Tagen Hunger zu fressen erhielten, entfielen von den 45% Überlebenden an E zwei Fünftel — ein bezeichnend hoher Anteil — auf Häutungen zum Stadium VII (Kap. V a) in vier bis acht Tagen und die restlichen 27% auf Verpuppungen in acht bis zehn Tagen zu Männchen, die auch schlüpften. An K erfolgte erst am zwölften Tage eine Verpuppung zu einem Männchen, an Bp überlebte kein Tier.

Erwähnt sei in diesem Zusammenhang noch ein Durchzuchtversuch in 22° an Eiche (= EH), wo vom VI. Stadium an intermittierend ein

[1]) Die gleiche Erscheinung ist noch anschaulicher aus Abb. 10 für den oben besprochenen Versuch zu entnehmen.

Tag Hunger eingeschoben wurde. Hier wurde die Entwicklung verzögert und die Eizahl der Falter herabgesetzt. Die Wirkung auf die Entwicklungsgeschwindigkeit bis zur Verpuppung und die Eiproduktion der Falter im einzelnen soll wegen besserer Vergleichbarkeit mit den normalen Durchzuchten erst im Kap. V behandelt werden.

IV. Der Einfluß des Futterwechsels

In früheren Kapiteln haben wir den Nahrungswert ermittelt, der jeder Hauptfutterart zukommt. Damit sind die notwendigen Voraussetzungen geschaffen für eine Untersuchung der physiologischen Reaktionen, die ein Wechsel in der Ernährung im Gefolge haben könnte.

1936 wurde zunächst das II. Stadium daraufhin geprüft (Versuche mit dem III. Stadium sind nicht verwertbar, da sie von Polyedrie befallen wurden). An *Betula papyracea* (B) einerseits und Fichte (F) andererseits wurden bis zur 1. Häutung Stammzuchten aufgezogen. Als IIer wurden die Tiere in der üblichen Weise auf die sechs Temperaturstufen 14, 19, 22, 27, 29 und 31° verteilt und an F, B und E als Nachfutter gesetzt.

Für die Darstellung der Entwicklungstemperaturkurven für den Häutungsbeginn genügt hier nicht die bei den Abb. 1, 2, 4 vorgenommene Auswertung nach vollen Tagen. Aus verschiedenen Gründen sind nämlich für die vorliegenden Versuche geringere Differenzen in der Auswirkung der verschiedenen Bedingungen zu erwarten. Erstens handelt es sich hier um eine Stadienprüfung, bei der die Dauerschadwirkungen fortfallen, die bei Durchzuchten auftreten können. Aber auch gegenüber der Prüfung des Stadiums I sind hier, an dem weniger empfindlichen Stadium II (S. 206) schwächere Reaktionen vorauszusetzen. Da dieses Stadium auch einen kleineren Zeitwert der Entwicklungsdauer bis zum nächsten Stadium besitzt (vgl. Abb. 6), wird auch seine mögliche Variationsbreite geringer sein, d. h. die bisher benutzte Zeiteinheit von einem Tag reicht unter Umständen nicht zu ihrer Erfassung aus. Schließlich spielt speziell bei den vorliegenden Versuchen das nicht optimale Vorfutter insofern eine Rolle, als dadurch bis zum Versuchsstadium eine ziemlich große Variationsbreite entstanden ist. Die Zusammensetzung des frisch gehäuteten Tiermaterials, das, wie üblich, innerhalb eines Tages abgelesen wird, deckt sich daher nicht mit dem der Eiraupen, die für die Durchzuchten verwendet wurden, sondern es ist viel einheitlicher. Auf diesen Punkt kommen wir noch einmal zurück (S. 416). Es mußte aus allen diesen Gründen versucht werden, den Eintritt der ersten Häutungen genauer festzulegen. Es soll geschehen durch Berücksichtigung des Prozentsatzes der am ersten Tage gehäuteten Tiere. Die Häutungsfolgen selbst nun alle als Kurven zu bringen, würde zu weit führen. Ich beschränke mich auf die Wiedergabe der Verhältnisse in 29° in Abb. 11. Man sieht aus ihr, daß es sich bei den Unterschieden am

Beginn der Häutungsfolgen in der Regel nur um Parallelverschiebungen handelt, so daß hier die Methode berechtigt erscheint, aus den Fußpunkten die Abb. 12 zusammenzustellen. Dagegen wandte ich bei den Durchzuchten eine andere Methode an (S. 178, Abb. 6).

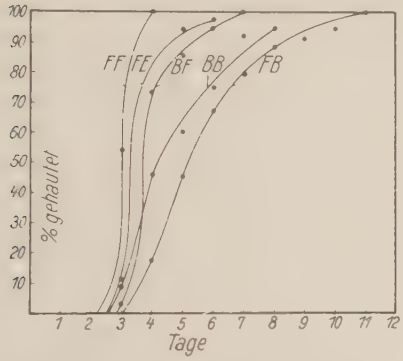

Abb. 11. Die Häutungsfolgen der 2. Häutung bei Stadienprüfung an verschiedenen Futterfolgen (Futterwechsel) in 29°. Sommer 1936

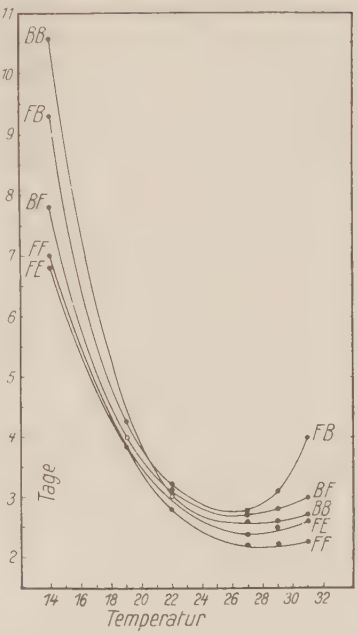

Abb. 12. Der Beginn der 2. Häutung bei Stadienprüfung an verschiedenen Futterfolgen (Futterwechsel) und in verschiedenen Temperaturen. Sommer 1936

Es sei weiterhin an einem bestimmten Tag ein Querschnitt durch die Kurven aller Temperaturstufen gelegt, so daß zu diesem Zeitpunkt die Prozentzahlen der gehäuteten Tiere abgelesen werden können. Sie sind in der Tabelle 27 zusammengestellt. (Es sei nebenbei darauf hingewiesen, daß in allen Versuchsreihen eine Abnahme der Gehäuteten — am gleichen Tage gezählt — von 27 bis 31° zu verzeichnen ist; Verhältnisse, die graphisch wieder nur durch Kettenlinien wiederzugeben wären.)

Schließlich sollen noch die absoluten Variationsbreiten herangezogen werden (Tabelle 28). Hier darf nicht schematisch auf den einzelnen Wert großes Gewicht gelegt werden aus früher dargelegten Gründen (S. 175). Die eingeschränkte Variationsbreite (10—90 % der Gehäuteten) ist jedoch

Tabelle 27

Am Tag	° C	Es haben sich gehäutet in %					
		FF	FE	BE	BF	FB	BB
10.	14	88	97	—	72	12	0
5.	19	64	86,5	—	24	6	—
5.	22	100	97	82	70	54	46
4.	27	100	89,5	97	94,5	80	67
4.	29	100	83	97	73	18	46
4.	31	97,5	24	—	44.5	0	41

Tabelle 28

° C	Variationsbreiten der Häutungen in Tagen					
	FF	FE	BE	BF	FB	BB
14	3—4	4	—	4	4	9
19	2	7	—	4	6	—
22	1	2	2	3	4	10
27	1	6	2	2	6	6
29	1	3	2	4	7—8	14
31	1	3	—	2	6	3

schon zu klein, um sie angeben zu können. In den Abbildungen wie im Text bezeichnet bei jeder Futterfolge der erste Buchstabe das Vorfutter in 22°, der zweite das Nachfutter der Stadienprüfung.

Betrachten wir zunächst alle Versuche mit dem Vorfutter F, so ordnet sich das Nachfutter in der Reihenfolge F — E — B an. Während B erwartungsgemäß in seinem Futterwert am Ende steht, hat sich das normale Verhältnis von E—F, das wir noch einmal in BE—BF bestätigt finden, hier gerade umgekehrt. Nur 19° fällt scheinbar aus dem Rahmen. Denn der Häutungsbeginn von FF erfolgt erst nach FE und fällt mit BF zusammen (kleiner Kreis bei 19° in Abb. 12), und am 5. Tag haben inzwischen an FE mehr Häutungen stattgefunden (Tabelle 27). Während dieselbe Umkehrung in 14° „richtig" ist, beruht sie hier auf einem methodischen Fehler. Es sollte einmal gezeigt werden, wie wichtig die Art und Weise ist, in der man die Auswahl der Tiere aus der Stammzucht trifft. Für FF wurden nämlich die Raupen erst am 11. Tag nach dem Ansetzen der Stammzucht ausgelesen, sie stammten daher aus dem letzten, also schwächsten Viertel der Population. Dem standen für FE Tiere gegenüber, die das erste Zehntel einer anderen (gleichwertigen) Stammzucht ausmachten. Sie waren bereits am 8. Tag ausgesondert. Das widersprechende Ergebnis in 19°: FE—FF beruht mithin auf der verschiedenen Konstitution der Ausgangstiere. Für Stadienprüfungen, die direkt miteinander verglichen werden sollen, ist daher annähernd gleichzeitiges Ansetzdatum, d. h. gleiche Stellung in der Individualitätsreihe und damit gleiches Alter der Versuchstiere Voraussetzung unter Ausschaltung der letzten physiologisch schwächsten Tiere. Bei ungleichwertigem Vorfutter, wo diese Bedingung natürlich nicht einzuhalten ist, müssen die Versuchstiere in der gleichen Reihenfolge angesetzt werden, so daß sich auch hier der Konstitution nach gleichwertige Tiere gegenüberstehen.

FF ist also besser als FE, in unserer Schreibweise: FF—FE. Das bedeutet, daß F in der Eigenschaft als Dauerfutter einen so günstigen Einfluß ausübt, daß selbst das bessere Futter E, sofern es als Nachfutter im Futterwechsel dient, übertroffen wird.

Selbstverständlich ist FF erst recht allen übrigen Futterfolgen überlegen, die B zum Vorfutter haben.

Auch B bringt, als Dauerfutter verwendet, verhältnismäßig frühe Häutungen hervor. Es folgt dann an dritter Stelle nach FF und FE und überragt vor allem FB (Abb. 12), obwohl hier an einem besseren Vorfutter gefressen wurde. Für diese Dauerfutter ändert sich aber das Bild beträchtlich, wenn wir den weiteren Häutungsverlauf und die Variationsbreiten in Tabellen 27/28 heranziehen. BB weist eine recht große Variationsbreite und außerdem als einzige Versuchsreihe in allen Temperaturstufen eine wenn auch geringfügige Sterblichkeit auf. Der Querschnitt durch die Häutungsfolgen in Tabelle 27 zeigt, daß infolge dieser gegeneinander arbeitenden Faktoren kein eindeutiges Bild über das Verhältnis zu FB zu gewinnen ist, daß hier aber klar BF—BB liegt. Denn stets sind die Häutungen an BF erheblich weiter fortgeschritten und auch in Abb. 11 ist aus der Überschneidungsstelle von BB und BF ersichtlich, daß spätestens nach dem ersten Drittel der Häutungen alle folgenden nun an BF bedeutend früher erfolgen. FF stand noch in jeder Beziehung vor FE. An BB kommt aber nur noch einem Teil der Tiere, der durch die Ersthäuter verkörpert wird, der Vorteil des Dauerfutters zugute, während die meisten an einem besseren Nachfutter wie F aufholen. In stärkerem Maße ist dies, wie schon gesagt wurde, am Nachfutter E der Fall. Es liegen allerdings nur drei Versuche mit BE vor. Der Vorsprung vor BF ist noch deutlich, wie aus den Zahlen in den Tabellen 27/28 hervorgeht. Dagegen ist gegenüber FE bei den Häutungen kein Unterschied zu bemerken. Hinsichtlich der Variationsbreite fallen die günstigen Werte von BE und BF gegenüber FE ins Auge. Infolge eines Versuchsfehlers litten die letzten FE-Tiere zum Teil vorübergehend Hunger.

Es versteht sich schließlich fast von selbst, daß BF—FB steht. Angedeutet sei an dieser Stelle aber noch, daß in den mehr schädigenden tiefen Grenztemperaturen die Verhältnisse sich zuungunsten der Dauerfutter verschieben. Besonders an dem schlechterem Futter B tritt nun auch der Häutungsbeginn zuletzt von allen Futterkombinationen auf, so daß zwei Überschneidungen zu den Häutungskurven der Futterfolgen BF und FB in Abb. 12 erfolgen müssen. Schwächer ist diese Tendenz auch bei dem besseren Dauerfutter F zu erkennen. Entsprechende Unterschiede sind auch noch für die übrigen Häutungen der Populationen aus der Tabelle 27 zu entnehmen: In 14° weist FF am 10. Tag erst 88% gehäutete Tiere auf, FE aber bereits 97%, an BB befinden sich sogar alle Tiere noch im Stadium II, während an FB 12% gehäutet sind. Die Variationsbreite in Tabelle 28 bleibt an BB natürlich wie in allen Temperaturen am größten. Aber auch FF nähert sich jetzt dem Wert von FE mit fast 4 Tagen.

Um das III. Stadium zu prüfen, wurden im Sommer 1937 wieder Versuche mit zum Teil neuen, aber gleichfalls ihren physiologischen Wert nach bekannten Futterarten angesetzt. Eiche (E) als gutes, Eichel (El) als schlechteres Futter ernährten diesmal die Stammzuchten. Die täglich abgelesenen

IIIer wurden zum Teil in 14° gebracht, zum Teil in 22° belassen und an E, El, F, K und Bv gesetzt. Sterblichkeit trat auch hier so gut wie nie auf.

Was wir für das II. Stadium über die Beziehungen von Dauerfutter zu Futterwechsel beobachtet haben, finden wir auch für das III. Stadium bestätigt. Verfolgen wir den Verlauf der Häutungsfolgen zunächst in 22° — in der Abb. 13 die linke Kurvenschar —, so ist der Vorteil des Dauerfutters unverkennbar, nicht nur bei EE gegenüber allen anderen Futterfolgen einschließlich ElE. Auch ElEl bleibt z. B. kaum hinter ElF zurück (der Versuch EEl fehlt als Vergleich). In 14° — rechte Kurvenschar — wird dagegen der Abstand dieser beiden Kurven sehr groß, an ElF setzt der Häutungsbeginn nun einen ganzen Tag früher ein. Jetzt rückt auch EE mit ElE dicht zusammen, behält aber den früheren Häutungsbeginn. Wieder kommen also die Vorzüge des Dauerfutters nicht mehr so zur Geltung, und wieder besonders an der schlechteren Futterart El. — Vielleicht ist das auf eine Unterbrechung oder Herabsetzung der Fraßtätigkeit zurückzuführen, die nun auch die Dauerfuttertiere erleiden, nachdem sie in die tiefe Temperatur überführt worden sind. So nehmen sie dann gleichzeitig mit den inzwischen auch „umgewöhnten" Futterwechseltieren den Fraß wieder auf, während in den erhöhten Temperaturen nur die Dauerfuttertiere sofort mit verstärkter Fraßtätigkeit antworten können.

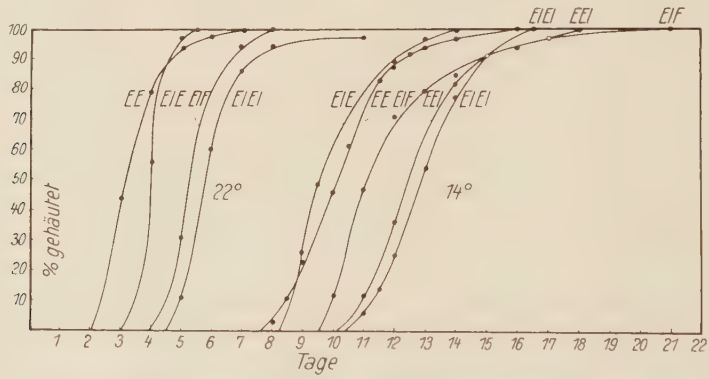

Abb. 13. Die Häutungsfolgen der 3. Häutung bei Stadienprüfung an verschiedenen Futterfolgen (Futterwechsel), links in 22°, rechts in 14°. Sommer 1937

Noch ein anderer Umstand ist bemerkenswert: die geringere Variationsbreite ebenso wie die stärkere Häufung der Häutungen, kenntlich an dem steileren Kurvenanstieg bei ElE im Gegensatz zu EE in beiden Temperaturen. Es dürfen hieraus aber keine voreiligen Schlüsse gezogen werden; denn E- und El-Vorfutter können nicht ohne folgende Überlegung miteinander verglichen werden:

Die Kurve der Häutungsfolge zum II. und mehr noch zum III. Stadium steigt bei dem schlechteren Futter El weniger steil an als bei E. Das bringt es mit sich, daß von dieser Stammzucht jeden Tag Raupen angesetzt werden, die ihrer Konstitution nach viel einheitlicher zusammen-

gesetzt sind. An einem besseren Nachfutter macht sich das nun durch verkürzte Variationsbreiten bemerkbar. Andererseits finden wir in den aus E stammenden Populationen Tiere mit mehr differierender Konstitution beisammen. Diese dank dem günstigem Vorfutter zunächst verborgen gebliebenen Unterschiede werden später durch vergrößerte Variationsbreiten aufgedeckt.

Um noch die Bedeutung des Vor- und Nachfutters gegeneinander abwägen zu können, wurde ein Futterwechsel von je einem schlechteren und einem besseren Vorfutter zu demselben (mittleren) Nachfutter vorgenommen. In 22° liegen nur Versuche EF : ElF und EBv : ElBv vor. Einen Querschnitt an einem bestimmten Tage über den Stand der Häutungen gibt Tabelle 29.

Tabelle 29

°C	Häutungsbeginn in Tagen						Am Tag	Häutungen in %					
	EBv	ElBv	EK	ElK	EF	ElF		EBv	ElBv	EK	ElK	EF	ElF
14	10	9,5	9	8	11	9,5	11.	21	51,5	25,5	46	6	47
							12.	29	64,5	48,5	72	21	71
22	4	4	—	—	5	5	6.	85	83	—	—	83	78

An allen drei Nachfutterarten, deren eigene Reihenfolge in diesem Zusammenhang unwichtig ist, holen die Tiere auf, die am schlechteren Vorfutter El gesessen haben. Das zeigt auch der Häutungsbeginn, der in der Tabelle verzeichnet ist. Nur in 22° verhalten sich beide Gruppen gleich.

In einer besonderen Tabelle 30 sind nun die Ergebnisse aller Versuchskombinationen zusammengestellt, von denen die wichtigsten dargelegt wurden. Über die Bedeutung der Bezeichnungen sei auf die Erklärungen auf S. 163 verwiesen.

Beginnen wir bei einer zusammenfassenden Besprechung mit den schlechtesten Futterarten, so müssen wir zur Ergänzung auf Versuche aus dem Kap. Bc zurückgreifen. Bei den Arten aus der Gruppe B (Tabelle 19) waren nämlich bei Stadienprüfungen gerade noch manchmal Häutungen möglich; bei Weiterzucht starben diese Tiere jedoch meistens. Deutlicher noch zeigt sich der Unterschied in der Gruppe B 2, weil hier vom Stadium I an Häutungen stattfanden. Zum Beispiel starben in der Durchzucht an Vogelbeere im I. Stadium 6,5 %, im II. 76 % (Tabelle 22). Tiere, die im I. Stadium an E gefressen hatten (Stammzucht), starben als IIer an Vogelbeere nur zu 7 %. In der Durchzucht benötigten die überlebenden Tiere mindestens 15 Tage bis zur 2. Häutung; das waren 8 Tage nach der 1. Häutung. Im Futterwechsel brauchten die ersten Tiere nur 5 Tage.

Der negative Futterwechsel zeigt hier also, sofern das Vorfutter eine bestimmte ausreichende Qualität besitzt, günstigere Auswirkungen als ein sehr schlechtes Dauerfutter. Es ist das eine Erscheinung, die sich auch

Tabelle 30

Vergleiche verschiedener Futterfolgen		1936 II. Stadium	1937 III. Stadium
A. Verschiedenes Vorfutter (gleiches Nachfutter)			
Futterwechsel:	Schlechteres Nachfutter	—	—
	Mittleres Nachfutter . .	—	ElBv — EBv, ElF — EF, ElK — EK
Dauerfutter:	Besseres Nachfutter . .	FE = BE	—
	Schlechteres Vorfutter .	FF — BF	EE — ElE
	Besseres Vorfutter . .	BB ± FB	ElEl = EEl
B. Gleiches Vorfutter (verschiedenes Nachfutter)			
Futterwechsel:	Schlechteres Vorfutter .	BE — BF	ElE — ElK — ElBv — ElF
	Mittleres Vorfutter . .	FE — FB	—
	Besseres Vorfutter . .	—	EK — EBv — EF — EEl
Dauerfutter:	Schlechteres Nachfutter	FF — FB	EE — EK, EE — EBv, EE — EF, EE — EEl
	Besseres Nachfutter. .	BE — BB, BF + BB, FF — FE	ElE — ElEl, ElK — ElEl, ElBv — ElEl, ElF — ElEl
C. Verschiedenes Vorfutter (verschiedenes Nachfutter)			
Gleiches Wechselfutter		BF — FB	ElE — EEl
Stammzuchten		F — B	E — El
Durchzuchten		E — F — B	E — K, Bv, F — El

bei Faktoren anderer Art geltend macht. Zum Beispiel erlaubt ein Wechsel von optimaler zu ungünstiger Temperatur anfangs unter Umständen noch ein Fortkommen der Raupen, während die Durchzucht unter diesen ungünstigen Bedingungen gar nicht bis zum Versuchsstadium gelangt. So finden wir Häutungsmöglichkeit für hohe Stadien bei Stadienprüfung in 31°, während Durchzuchten schon in früheren Stadien abgestorben sind.

Bei einem bestimmten Futterwert beginnt die Durchzucht möglich zu werden (B, El). Bald darauf hat der positive Futterwechsel Erfolg. Obwohl er ständig größer wird (BE—BF), bleibt er doch mehr und mehr hinter dem Dauerfutter zurück, wenn wir das gleiche Nachfutter annehmen (Tabelle 30 A: FF—FE, EE—ElE), später sogar, wenn wir verschiedenes Nachfutter vergleichen (Tabelle 30 B: FF—FE, FF—BE). Im Verhältnis zu diesen beiden Versuchsanordnungen läßt die günstige Wirkung des Vorfutters im negativen Futterwechsel, obwohl sie absolut genommen steigt (EF usw. —EEl), immer mehr nach. Sehr bald wird das Dauerfutter besser (BB + FB, ElEl = EEl) und danach auch der positive Futterwechsel (ElF – EF usw.). Wo hier die Grenze liegt, müßte noch durch weitere Versuche geklärt werden.

Es bleiben auch noch andere Lücken auszufüllen, die späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben müssen und dann auch eine graphische

Darstellung rechtfertigen, die die ganzen Verhältnisse besser veranschaulichen würde. Es ist z. B. nicht geprüft worden, ob in dem schlechten Futterbereich bei dem negativen Futterwechsel noch die Qualität des Nachfutters um so schlechter sein kann wie die des Vorfutters besser ist, um die gleiche Auswirkung zu erhalten. Bei einigermaßen ausreichendem Nachfutter scheint die Qualität des Vorfutters keine Rolle mehr zu spielen. — Ebenso ist nicht festgestellt worden, aber sicher anzunehmen, daß bei positivem Futterwechsel besonders günstiges Nachfutter die Tiere retten kann, die an einem als Dauerfutter nicht ausreichendem Vorfutter gesessen haben. Mit besser werdendem Vorfutter ist auch hier der qualitative Abstand zu dem Nachfutter ohne Bedeutung (BE = FE).

Freilich darf bei der vorliegenden Auswertung nicht übersehen werden, daß ausschließlich Feststellungen über ein Aufholen oder Zurückbleiben der Raupen gemacht wurden, daß aber die gesamte Entwicklungsdauer vom Schlüpfen der Raupen bis zur Beendigung des Versuchs unberücksichtigt blieb. Diesbezügliche Werte könnten hier nur in wenigen Fällen ermittelt werden, da ja außer in 22° ein Temperaturwechsel stattfand. Trotzdem kann mit Sicherheit gesagt werden, daß etwa ein Aufholen im II. oder III. Stadium allein niemals die vorhergehenden Verzögerungen wett machen kann, zumal ja das Stadium I an sich schon eine lange Entwicklungsdauer (Abb. 6) und damit wahrscheinlich auch eine größere Variationsbreite derselben aufweist. Aber selbst wenn bis zum Falter keine kürzere Entwicklungsdauer als an weniger günstigen Dauerfuttern erzielt würde, so werden wir doch noch bei den Bv-Durchzuchten im Kap. V sehen, daß für den endgültigen physiologischen Zustand nicht immer die Dauer der Gesamtentwicklung maßgebend ist, sondern gerade mehr noch die Tatsache des relativen Aufholens und Zurückbleibens. Darum kommt den vorliegenden Versuchen eine große Bedeutung zu.

Genauere Untersuchungen über die Auswirkungen des Ernährungswechsels bei Insekten liegen bisher nicht vor. Allenfalls wurden Tiere von schlechterem an besseres Futter gesetzt (Andersen 1934, Titschack 1926, Geisthardt 1939 u. a.) und dann meistens eine offenbar normale Endentwicklung festgestellt, d. h. also die Anfangsschädigungen wurden ausgeglichen. Zu erwähnen sind noch die Ausführungen von Petkoff-Sofia auf dem letzten Internationalen Entomologischen Kongreß in Berlin (1938), die eine Bestätigung eines Teils der vorliegenden Befunde bedeuten. Danach wurde die Entwicklung von Goldafterraupen im Experiment bei Futterwechsel ungünstig beeinflußt, unabhängig davon, ob das neue Futter besser oder schlechter — reicher oder ärmer an Tanningehalt — war.

V. Der Einfluß des Futters auf die letzten Raupenstadien und die Vermehrung

Schon bei der Auswertung von Versuchen, die in früheren Jahren und dann von mir im Sommer 1936 und darauffolgenden Winter durchgeführt wurden, war es aufgefallen, daß die Anzahl der Häutungen, die eine Raupe bis zur Verpuppung durchmacht, offenbar nicht nur von ihrem Geschlecht abhängt — das erkannten schon Metzger und Müller (1895) —, sondern auch durch verschiedene Lebensbedingungen verändert werden kann. Neben der Temperatur, deren Einfluß in dieser Beziehung Knoche (1912) einmal vermutet, schien auch verschiedene Nahrung eine Wirkung auszuüben.

Zur Klärung dieser Verhältnisse und aller damit zusammenhängenden Fragen wurden im Frühjahr 1937 größere Versuche angestellt. Um eine einwandfreie Pflege zu gewährleisten, gleichzeitig aber sichere Werte und besonders zuverlässige Durchschnittswerte der Eiablage zu erzielen, die in diesem Rahmen auch festgestellt werden sollte, kamen nicht viele Temperaturstufen für die Versuchsreihen in Betracht. In tiefen Temperaturen dauert überdies die Entwicklung zu lange; eine Schädigung kann durch mechanisch sich änderndes Futter hinzutreten. In 29° wiederum ist die Sterblichkeit bis zum Falter schon recht erheblich, eine Befruchtung findet überhaupt nicht mehr statt. Es wurden darum 22° als annähernd optimale und 27° als schädigend hohe Temperatur gewählt und durchschnittlich je 45 Eiraupen an E, Bv, F und K gesetzt und durchgezogen. Die Versuche an Bv wurden in beiden Temperaturen wiederholt, da von der im I. Stadium auftretenden Sterblichkeit zunächst angenommen wurde, daß sie auf einem unbemerkt gebliebenen Versuchsfehler beruhte. Die Kontrollversuche zeigten jedoch, daß diese Sterblichkeit im Futter begründet war (vgl. S. 176). Im folgenden sind die beiden Versuche, da sie gleichartig verliefen, meist zusammengefaßt. In 22° war ferner die an E durchgezogene Population einer Stammzucht entnommen worden und zwar erst am zweiten Tag nach den ersten Häutungen zum III. Stadium, als bereits $^3/_5$ der Tiere ausgelesen waren. Daraus erklären sich später bedeutungsvolle Unstimmigkeiten, z. B. im Vergleich zu 27°. Alle übrigen Populationen gingen wie üblich aus Spiegelraupen mit einem Tag Variationsbreite hervor, auch eine Zucht an Eiche in 22°, bei der vom VI. Stadium an intermittierend eintägiger Hunger eingeschaltet wurde. Sie wird im folgenden als EH bezeichnet.

Entwicklungsdauer und Sterblichkeit

Bis zum IV. Stadium wurden an den genannten Futterarten außer E, deren überragender Futterwert bis zu diesem Stadium schon aus den Versuchen 1936 sicher feststand (Abb. 1), Parallelversuche in 14, 19 und 29° durchgeführt. Hierbei ergab sich im Futterwert die Reihenfolge Bv

—K—F (vgl. Kap. A), und zwar wurde K von Bv erst im III. Stadium überholt, wie wir in Abb. 2 festgestellt hatten. Die Beschleunigung der Entwicklung bei Bv setzte sich auch weiterhin fort. In Tabelle 31 sind die Zeitspannen der einzelnen Häutungsintervalle vermerkt, die sich in 27° für die 3 Hauptfutterarten ergaben. Die Zahlen gelten immer für den Zeitpunkt, wenn sich gerade 10% der Population gehäutet haben.

Tabelle 31

27° C	Häutungsintervalle in Tagen					
Stadium	I	II	III	IV	V	I—V
K	5,3	4,3	4,1	4,6	5,5	23,8
Bv	5,6	4,4	3,4	3,9	5,2	22,5
E	3,9	2,8	3,5	3,9	5,3	19,4

Die Bv-Tiere brauchten in jedem höheren Stadium eine kürzere Entwicklungsdauer als die K-Tiere. Infolgedessen ist schließlich ihre Gesamtentwicklungsdauer auch kürzer. Gegenüber E erreichten sie vom III. Stadium an annähernd gleiche Werte. Die Gesamtentwicklungsdauer blieb aber hier um 3 Tage größer. Die Zeitverluste aus den ersten beiden Stadien waren nicht mehr auszugleichen. Vergleichen wir endlich K mit E, so erfolgte an K auch zunächst eine Beschleunigung, die aber schon vom IV. Stadium an wieder nachließ.

In 22° sind die Häutungsfolgen nicht so genau notiert worden. Aber zunächst hat auch hier K den Vorsprung vor Bv, während sich am Ende die Bv-Tiere früher verpuppten (Abb. 17), was allerdings vor allem durch deren niedrigeres Endstadium bedingt war.

Die Sterblichkeit zeigt nach der Stärke ihres Auftretens (Tabelle 32) die Reihenfolge E—K—Bv—F. Wie schon erwähnt, trat an Bv die Sterblichkeit fast ausschließlich im I. Stadium auf. An F und K verteilte sie

Tabelle 32

	Sterblichkeit in % bei Stadien und Puppen								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	P	I—P
22° C									
E	0	0	0	0	0	10	0	2,5	12,5
Bv	29	2,5	0	0	0	-	—	—	31,5
K	0	0	0	0	3	0	0	—	3
F	10	2	20	12,5	8	5	3	—	60,5
27° C									
E	0	2	0	0	0	0	2	—	4
Bv	48,5	2	0	0	0	0	—	1,5	52
K	—	—	2,5	5	10	13	8	—	38,5
F	41	7	2	0	12,5	0	0	—	62,5

sich auf fast alle Stadien. Der schädigende Einfluß von 27° ist an jedem Futter zu erkennen: An K und Bv stieg die Sterblichkeit, an F verlagerte sie sich auf jüngere Stadien. Nur an E fehlte sie fast in beiden Temperaturen. Denn die Todesfälle in 22° beruhten auf der schlechteren Konstitution der Versuchstiere.

a) Das Endstadium und Häutungszahl

Das letzte Stadium, das eine Raupe vor der dann folgenden Verpuppung erreicht, kann das V., VI. und VII., in Ausnahmefällen das VIII. und IX. Stadium (S. 426) sein.

Die prozentuale Verteilung der überlebenden Raupen auf die 3 Endstadien V, VI und VII ist in Abb. 14 für jede der beiden Temperaturen eingetragen. Es sind bei der Abb. 14 auch tote Praepuppen und Raupen, die als VIIer starben, in die Berechnung mit einbezogen worden. Tote aus früheren Stadien konnten nicht berechnet werden, weil ihr Endstadium nicht erreicht zu sein brauchte. (8% VIII an F in 27° wird unter VII geführt.)

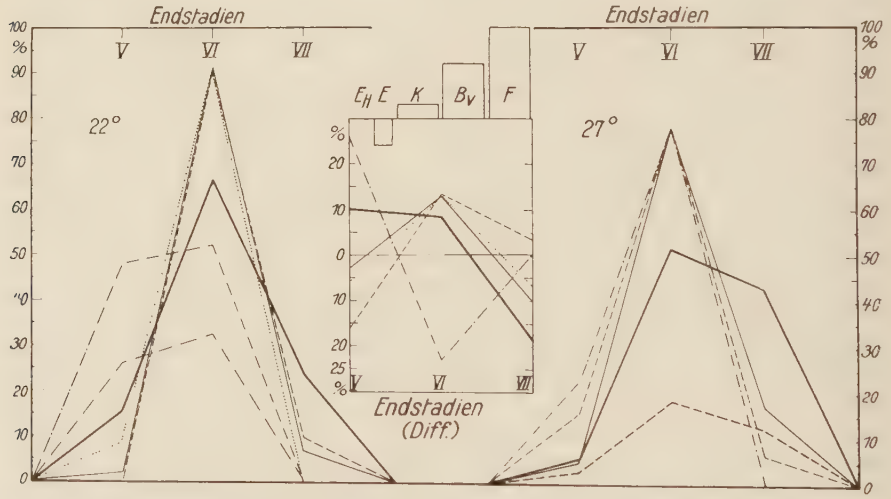

Abb. 14. Die Zusammensetzung der Endstadien (im Verhältnis zu den Verpuppungen) bei Durchzucht an verschiedenen Futterarten, links in 22°, rechts in 27°. Sommer 1937. Beifigur Mitte unten: Die Differenz zwischen 22 und 27°. Beifigur Mitte oben (Balken): Reihenfolge der Futterarten nach ihrer Differenz. . — . Bv, — — — E, ····· EH, ——— K, ——— F

Der Anteil am VI. Stadium ist nach dieser Abbildung zwar bei allen Futterarten am größten, jedoch sinkt er an Bv zugunsten des V. Stadiums, während andererseits das VII. Stadium hier überhaupt nicht auftritt. An F wird umgekehrt das VII. Stadium gegenüber dem V. bevorzugt. An K und E verteilen sich die wenigen auf V und VII entfallenden Raupen ziemlich gleichmäßig auf diese Stadien, wobei sich wenigstens in 27° E mehr dem Typus von Bv, K dem von F nähert. Die in der Abbildung angewandte Methode, die Zahl der Überlebenden 100% gleichzusetzen,

läßt mit der Annahme eines Futtereinflusses eine fehlerhafte Ausdeutung denkbar erscheinen, wenn durch die an manchen Futterarten und besonders in 27° hervorgerufene Sterblichkeit Tiere ausgemerzt worden sind, die von Beginn an für ein bestimmtes Endstadium vorherbestimmt waren. Daß eine solche Prädisposition, an sich schon unwahrscheinlich, nicht zutrifft, zeigt uns z. B. an Bv in 22° der tatsächliche Anteil der überlebenden Tiere an der Gesamtpopulation im V. Stadium (— · · — — · ·), der den bei Veranlagung günstigenfalls zu erwartenden Prozentsatz, nämlich den bei E und vor allem K (0% Sterblichkeit) noch bei weitem übersteigt. — Auch in 27° übertreffen die Raupen an F (dick gestrichelt), die im VII. Stadium die Verpuppung eingingen, an Zahl noch diejenigen von E, wo ebenfalls fast 0% Sterblichkeit auftrat. Es wäre außerdem nicht zu erklären, warum die Auslese einmal die für hohe und dann wieder die für niedrige Endstadien bestimmten Tiere treffen sollte.

Ein schiefes Bild könnte schließlich auch dadurch entstehen, daß jedes Geschlecht in der Abbildung mit je 50% enthalten ist, auch wenn dieses Verhältnis nicht dem tatsächlichen der Überlebenden entspricht (vgl. Sexualindex S. 435). Eine entsprechende, diesem gerecht werdende Berechnung würde aber keine grundsätzlichen Änderungen in den geschilderten Verhältnissen mit sich bringen.

Wenn wir also die Futterarten unter dem Gesichtspunkt der von den Raupen an ihnen durchlaufenen Stadienzahl — von den geringen zu den häufigen Häutungen fortschreitend — gruppieren, so ergibt sich in beiden Temperaturen die Reihenfolge Bv—E—K—F. Diese Anordnung stimmt, wie vorweggenommen sei, mit derjenigen überein, die wir auf Grund der Eiablage — von der hohen zur niedrigen absteigend — aufstellen werden. Endlich weist uns auch im folgenden der Einfluß der schädigenden Temperatur von 27° darauf hin, daß wir das Überwiegen der geringeren Zahl von Häutungen ganz allgemein als Zeichen für eine gut entwickelte Population anzusehen haben.

In der unteren Beifigur ist der Unterschied zwischen den beiden Temperaturen dargestellt. Als einzige Futterart weist E eine starke Zunahme des V. Stadiums in 27° auf. Die Erklärung dafür liegt wieder in der schlechteren Konstitution der 22°-Tiere. Gegenüber EH verteilt sich die Zunahme gleichmäßig auf das V. und VII. Stadium (punktiert). An K hat das VII. Endstadium schon einen höheren Prozentsatz aufzuweisen. Die sehr geringe Zunahme an Vern bleibt innerhalb der Fehlergrenze. An F ist eine starke Verlagerung auf das VII. Endstadium zu verzeichnen auf Kosten des V. und auch VI. Endstadiums. An Bv findet die Verschiebung nur von V auf VI statt. Die Reihenfolge der Futterarten nach dem Ausmaß der Gesamtverschiebung von niederen auf hohe Endstadien in 27° ist in der oberen Beifigur durch die Balken veranschaulicht. Daß dieses Ausmaß in der Reihenfolge F—Bv—K—E auftritt, ohne daß, wie gesagt, in der absoluten Futterfolge sich das Verhältnis Bv—E—K—F ändert, scheint

der grundsätzlichen Erscheinung zu widersprechen, daß ein geschwächtes oder schlecht behandeltes Tiermaterial auf ungünstige Faktoren stärker reagiert als ein gesünderes oder besser behandeltes. Auffällig ist nun als eine Eigenschaft, die die Raupen an F und Bv in 22° gemeinsam haben, ihre verhältnismäßig starke Aufteilung auf verschiedene Endstadien einerseits nach VII und andererseits nach V hin, während an E und K 90% auf das VI. Endstadium entfallen. Wenn sich dieses Verhältnis in 27° nennenswert nur bei Bv in der Richtung auf VI und bei F auf VII verschiebt, so möchte ich das darauf zurückführen, daß das VI. Stadium als das überhaupt am häufigsten beobachtete Endstadium so weitgefaßte Grenzen besitzt, daß sich geringere Umweltsänderungen an sonst kaum geschädigten Populationen noch nicht im Wechsel dieses Endstadiums bemerkbar machen. Dagegen liegt, wenigstens im vorliegenden Falle, von Bv und F das V. Endstadium in 22° bzw. das VII. in 27° so nahe an der Grenzschwelle zu VI, daß die gleichen geringen Umweltsänderungen deutlicher durch den Wechsel des Endstadiums zum Ausdruck kommen müssen.

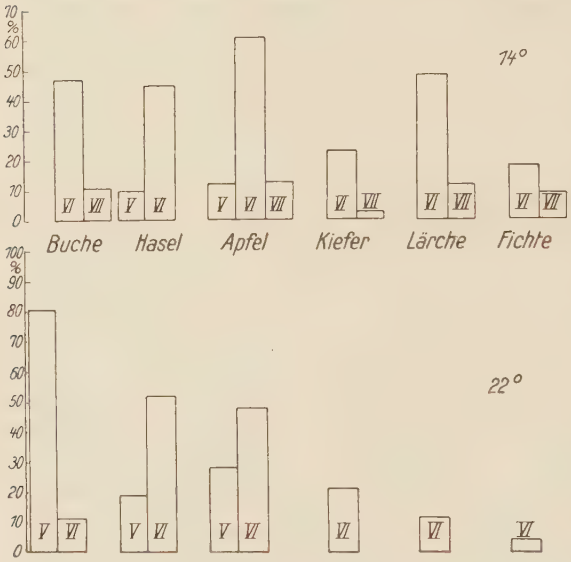

Abb. 15. Die Zusammensetzung der Endstadien (im Verhältnis zur angesetzten Raupenzahl) bei Durchzucht an verschiedenen Futterarten, oben in 14°, unten in 22° (nach Versuchen von Maercks). Sommer 1933

Aus allen früheren Versuchen, die zum Teil in anderem Zusammenhang noch angeführt werden, geht außerdem hervor, daß sich nicht nur zu hohe, sondern mehr noch zu tiefe Temperatur in der Häutungsvermehrung auswirkt. U. a. lassen das auch die Versuche von Maercks (1935) erkennen, dessen Originalaufzeichnungen von mir für Abb. 15 verarbeitet wurden. Hier ist der tatsächliche Anteil der überlebenden Endstadien in den Durchzuchten für 14° und 22° angegeben. Dabei dürfen wir nicht die Sterblichkeit an den Nadelhölzern in diesen Temperaturen miteinander vergleichen, weil es sich hier der Herkunft nach um sehr unterschiedliches Raupenmaterial handelt. Wir erkennen im übrigen an Hand der Stadienverteilung die Temperaturunterschiede bei jedem einzelnen Futter. Denn überall weist die tiefere Temperatur eine Verschiebung der Endstadien gegenüber dem Optimum auf. Aber auch die von Maercks aufgestellte Reihenfolge der Futterarten, wie sie in der Abbildung von

links nach rechts gegeben ist, kehrt von dieser Seite gesehen wieder. Nur an Buche — in 22° hiernach noch als bestes Futter anzusprechen — tritt in 14° „unvorschriftsmäßig" auch das VII. Endstadium auf mit 11% Tieren. Es ist dies ein neuer Beweis für die Schädigung, die die Tiere durch die schon früher besprochene Härte des Futters erlitten haben.

Mit der Frage der Häutungszahl hat sich eingehender nur Titschack (1926), und zwar bei der Kleidermotte befaßt. Was den Einfluß der Nahrung anbelangt, so kommt er zu ähnlichen Ergebnissen. Er glaubt aber die Einflußnahme verschiedener Temperatur, die andere Autoren angeben und die auch wir eben für die Nonne gefunden haben, seinen Versuchen nicht entnehmen zu dürfen, so daß hier näher darauf eingegangen werden muß. — Seine diesbezüglichen Versuche erfaßten 19—20 Tiere in 20 und 30°. Die letzte Temperatur ist auf jeden Fall als die schädigendere anzusehen, da das Temperaturoptimum für *Tineola biselliella* nicht über 25° liegen dürfte. Und so machen auch bei Titschack die Raupen in 30° durchschnittlich mehr Häutungen durch: die Weibchen 6 statt 5. (Es scheint mir unberechtigt, die Vielhäuter in 30° wegen des „enorm langen Larvenlebens" einfach auszuschalten.) Bei den Männchen weist Titschack selbst darauf hin, daß Vier-, also Wenighäuter, gar nicht in 30° auftraten; in 20° aber gleich 30%. Die nicht abgerundeten Durchschnittszahlen ergeben auch hier häufigere Häutungen in 30°.

Hier, bei den Temperaturversuchen, zeigt sich ebenso wie bei unseren Versuchen mit der Nonne, daß das Auftreten vermehrter Häutungen primär nicht an eine Verlängerung der Lebensdauer gebunden ist, von der Titschack ausgeht, sondern an den Grad der Schädigung, d. h. der Abweichung vom Optimum. Oft sind diese beiden Faktoren gekoppelt, und da sie bei der Futterfrage gleichermaßen in Erscheinung treten, lag der Trugschluß nahe, der absoluten Lebensdauer, wenn überhaupt, die entscheidende Bedeutung für die Häutungszahl beizumessen. Erst die Erkenntnis, daß es ein Minimum in der Entwicklungsdauer innerhalb der Temperaturreihe gibt, das nicht mit dem Optimum identisch ist, ermöglicht die richtige Lösung. — Es wäre in Titschacks Arbeit wünschenswert gewesen, ergänzende Versuche in tiefen Grenztemperaturen anzustellen, wo entsprechend der Entfernung vom Optimum wieder vermehrte Häutungen erwartet werden müßten.

Kehren wir zu unseren Hauptversuchen zurück und klären wir nun das Verhalten der Geschlechter. Da sich bei ein und derselben Futterart in beiden Temperaturen gleichsinnige Wirkungen gezeigt haben, scheint es angängig, die Ergebnisse aus 22 und 27° zusammenzuziehen. Es wurde der Anteil der Endstadien im Verhältnis zu sämtlichen überlebenden Puppen eines Geschlechts aus beiden Temperaturen berechnet und in Abb. 16 eingetragen.

Wie zu erwarten stand, werden die niederen Endstadien V vor allem von den ♂♂ gestellt; an Bv überwiegen sie sogar die ♂♂ VI. Die Hälfte

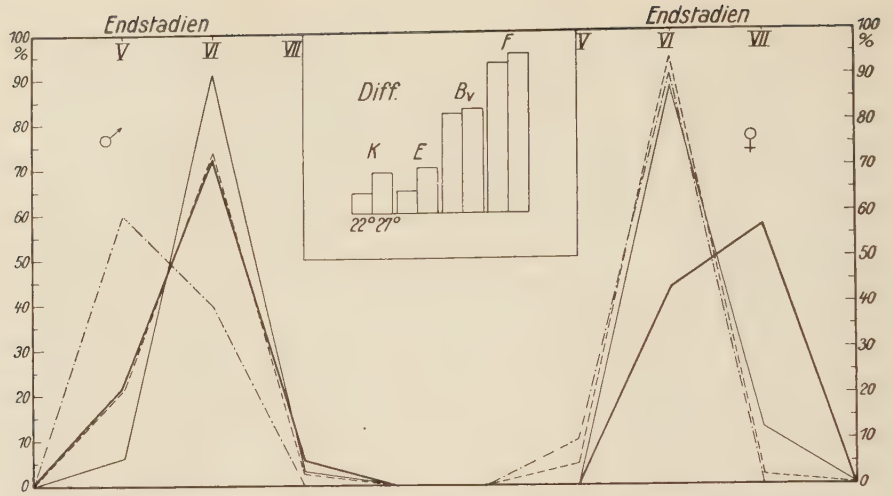

Abb. 16. Die Zusammensetzung der Endstadien (im Verhältnis zu den Verpuppungen jedes Geschlechts in 22 und 27°) bei Durchzucht an verschiedenen Futterarten, links für Männchen, rechts für Weibchen. Sommer 1937. Beifigur: Das Überwiegen der hohen Endstadien bei Männchen in 22° (linker Balken) und 27° (rechter Balken). Futterbezeichnung wie bei Abb. 14

aller ♀♀ macht hier eine Häutung mehr durch als die Hälfte der ♂♂, nämlich zum VI. statt zum V. Stadium. An F häutet sich die Hälfte der ♀♀ sogar ein- bis zweimal mehr als die der ♂♂. Hier überwiegen die ♀♀ VII die ♀♀ VI, ein ♀ V tritt gar nicht in Erscheinung. An Bv und E verpuppen sich dagegen ♀♀ V, entsprechend kommt es vor, daß ♂♂ an K, F und E das VII. Stadium erreichen.

Demnach ist das VI. Stadium das von beiden Geschlechtern bevorzugte Endstadium, das V. bleibt mehr den ♂♂, das VII. den ♀♀ vorbehalten, günstigenfalls (Bv, E) rücken in jenes auch ♀♀, notfalls in dieses auch ♂♂ (F, K, E). Der Vorsprung der ♂♂ ist noch in der Beifigur getrennt für beide Temperaturen dargestellt (unter Zugrundelegung von je 50% ♂♂ und ♀♀). In jeder von ihnen nimmt der Unterschied der Geschlechter in der Häutungszahl mit der Aufteilung der Raupen überhaupt auf verschiedene Endstadien zu. Er verstärkt sich bei gleichem Futter in 27°.

Wenn auch eine Prädisposition der Raupen nicht in Frage kommt (S. 423), so ist doch die Variationsbreite einer Population im Auftreten der Endstadien auf die verschiedene Konstitution der Einzeltiere zurückzuführen. Wie Versuche mit physiologisch sehr geschwächtem Tiermaterial im Jahre 1934 zeigten, müssen Tiere von so schlechter Konstitution auch unter optimalen Bedingungen, soweit sie nicht sterben, mehr als die geringstmögliche Anzahl von Häutungen durchmachen: Von hundert an Hainbuche, Eiche und Birke durchgezogenen Tieren verpuppte sich nicht eines im V. Stadium. Im übrigen treten die Unterschiede in der Temperaturskala natürlich sehr deutlich in Erscheinung, wie die Gegenüberstellung in Tabelle 33 zeigt. Verwenden wir andererseits gutes Tiermaterial, aber

Tabelle 33

° C	Endstadien in %			
	VI	VII	VIII	Tot
14	0	10	10	80
19	0	70	10	20
22	60	30	0	10
27	20	60	0	20
29	0	20	20	60

besonders schlechtes Futter, sei es physiologisch oder mechanisch ungünstig, so kommen wir umgekehrt zu dem Ergebnis, daß auch die überlebenden besten Tiere nur unter Erreichung sehr hoher Endstadien eine Verpuppung eingehen können. Beispiele hierfür sind in Tabelle 34 aufgeführt.

Tabelle 34

1. Mechanischer Faktor Bu 19° C Durchzucht

Angesetzt	Zahl der Tiere	Verpuppung
5. 5.	12	1 VIII ♂
7. 5.	400	1 IX ♀

2. Physiologischer Faktor 22° C Stadium IV

Futter	Zahl der Tiere	Verpuppung
Feldulme . .	26	1 VII ♂
Vogelbeere .	14	1 VII ♂
Spitzahorn .	4	1 IX ♀
Sommerlinde	4	1 VII ♀

Die Anlage, viele Häutungen durchzumachen, besitzt also jedes lebensfähige Tier. Ob sie in die Wirklichkeit umgesetzt wird, hängt bis auf den zuerst erwähnten Fall äußerst schlechter Konstitution von der Art der Lebensbedingungen ab. Sie wird von diesen um so leichter zur Auslösung gebracht, je schlechter die Konstitution der Tiere beschaffen ist. Schließlich merzt die Sterblichkeit die Tiere aus, die infolge sehr schlechter Konstitution am ehesten für hohe Endstadien in Betracht kommen würden. — Auf unsere Hauptversuche bezogen, ist nun der Ausfall der Raupen V an E in 22° (Abb. 14, gestrichelt) mit dem gleichzeitigen Fehlen der besten Tiere zu erklären, ebenso umgekehrt der etwa um die Hälfte zu hohe Anteil der Raupen VII. An F und K in 27° wird der Eindruck von der Bedeutung der hohen Endstadien noch verstärkt. An Bv würde ihr Anteil zwar auch steigen; aber, wie schon gesagt, selbst im äußersten Fall bei Berücksichtigung der Auslese wird der Vorsprung bezüglich der Stadienzahl von den E-Tieren nicht im entferntesten aufgeholt (und auch bezüglich der Eiablage, s. später). Auf Grund der Entwicklungsdauer und Sterblichkeit hatten wir jedoch die E- vor die Bv-Tiere gestellt. Das Birkenlaub muß also für spätere Stadien außerordentlich geeignet sein.

Die Beschleunigung der Entwicklung bei den Bv-Durchzuchten weist in die gleiche Richtung. Aus diesen und anderen Versuchen geht also hervor, daß ein ungünstiger Einfluß während des I. Stadiums noch nicht von nachhaltiger Wirkung auf die endgültige Häutungszahl ist. Auf Grund früher angeführter Einzelversuche (S. 183, 425) möchte ich vermuten, daß spätestens im III., vielleicht aber auch schon im II. Stadium vorübergehende schlechte Futterbedingungen dauernde Spuren der Schädigung hinterlassen. Eine genaue Festlegung des Beginns wird nur an Hand systematisch angelegter Versuchsserien möglich sein (vgl. auch Kap. IV). Ihr Ende findet die Beeinflussung wahrscheinlich noch nicht einmal im VI. Stadium — immer nur im Hinblick auf die Stadienzahl!

Jedoch ist nun als weiterer bestimmender Faktor eine gewisse Prädisposition der Raupen eingetreten. Schon Individualversuche machten es wahrscheinlich, daß vom V. Stadium an eine Gruppierung der Raupen bei beiden Geschlechtern einsetzt, was ihre Entwicklungsdauer anbetrifft. In Tabelle 35 sind solche Beispiele für Weibchen angeführt. Miteinander verglichen seien immer nur solche Tiere, die zunächst die gleiche Entwicklungsdauer durchmachen. Wir bemerken dann in den drei Gruppen a—c, daß sich diejenigen Tiere, die sich als Raupen VII verpuppen werden, früher zum VI. oder gar V. Stadium häuten, als die, für die gerade dieses VI. Stadium als Endstadium in Betracht kommt. Die Verpuppungstermine bleiben trotzdem zeitlich meist noch stark getrennt. —

Tabelle 35

Futter	°C	Gruppe	Nr.	Häutungs- und Verpuppungszeiten von einzelnen Weibchen in Tagen							
				I	II	III	IV	V	VI	VII	P
E	22	a	1	6	11	16	20	25	31	—	43
			2	6	11	16	21	28	—	—	40
E	22	b	3	7	11	17	22	29	—	—	41
			4	7	11	17	22	31	—	—	43
			5	7	11	17	22	28	35	—	46
H	22	c	6	12	17	22	28	35	—	—	48
			7	12	17	22	28	34	—	—	44
			8	12	16	22	27	32	38	—	47
E	19	d	9	9	14	20	27	35	43	—	57
			10	9	15	21	29	37	47	—	62
			11	10	15	21	29	36	43	52	67

Bei dem großen Tiermaterial, daß im Sommer 1936 zur Prüfung des Stadiums V in viermal 24 Stunden nacheinander einer Stammzucht entnommen wurde, war festzustellen, daß die Teilung der beiden Gruppen offenbar schon mit diesem Stadium einsetzt (Tabelle 36). Da diese Ver-

Tabelle 36

Am Tag	% Tiere angesetzt in °C			Endstadien in %	
	14	22	31	V	VIff.
1.	100	—	—	23	77
2.	—	100	—	40	60
3.	—	—	100	23	77
4.	—	50	50	77	23

suche nicht zu dem Zweck angesetzt waren, um diesem Phänomen auf den Grund zu gehen, spielen zufälligerweise als weiterer Faktor die Temperaturstufen im gleichen Sinne hinein, so daß meist nicht zu entscheiden ist, auf welchen von beiden Einflüssen die vorgefundenen Verhältnisse zurückgehen. Das gilt für die am ersten Tag in 14° angesetzten Tiere, die sich zu 77% im VI. oder späteren Stadien verpuppten. Am zweiten Tag sind sämtliche Tiere in 22° belassen worden. Der Anteil an den hohen Endstadien ist mit 60% bereits gesunken. Bei den am nächsten Tag in 31° überführten Tieren steigt er wieder etwas, — auf 65% an; bei Nichtberücksichtigung der toten Tiere sogar auf 77%. Hier schränkt also anscheinend der Temperatureinfluß doch etwas die Prädisposition ein. Am letzten Tag endlich macht diese sich stark bemerkbar mit nur 18 bzw. 23% hoher Endstadien. In zwei krasseren Fällen unterdrückt der Einfluß der Prädisposition die bekannten Auswirkungen des Futters und der Temperatur vollkommen. Im ersten Beispiel der Tabelle 37 werden in 22° an K dreimal soviel Tiere wie an E mit dem Endstadium V hervorgebracht, weil sie zwei Tage später angesetzt wurden. Im zweiten Fall verursacht dieses späte Ansetzdatum in 31° sogar weit über zweimal soviel Ver als bei den zwei Tage zuvor in 22° weitergehaltenen Tieren.

Tabelle 37

Am Tag	°C	Endstadien in %	
		V	VIff.
2.	Bu 22	15	85
4.	Bu 31	69	31
2.	E 22	28	72
4.	K 22	85	15

Daß beim Ansetzen von Tieren gleichen und dabei hohen Alters der Einfluß verschiedenen Futters noch einwandfrei sichtbar wird, beweist eine andere Versuchsreihe aus dem Winter 1937, wo die Unterschiede in den vier angesetzten Prüfungen mit Stadium V übereinstimmend auftreten (Tabelle 38). Wie zu erwarten, weist die höheren Endstadien E, d. i. das in diesem Fall schlechtere (S. 171) und durch den Futterwechsel

benachteiligte Futter auf. Und dabei sind hier viel mehr ♂♂ übrig geblieben. Sie sind daher sogar am VII. Endstadium stärker beteiligt als die ♀♀, und das VI. Stadium stellen sie allein. Am El andererseits bilden auch ♀♀ das VI. Endstadium. Dagegen befinden sich hier im VII. Endstadium überhaupt keine ♂♂.

Tabelle 38

Stadium V	Endstadien in %									
Versuch Nr.	1		2		3		4		1—4	
Endstadium	VI	VII	VI	VII	VI	VII	VI	VII	♂	♀
E.	40	60	0	100	0	100	0	100	75	25
El	100	0	100	0	66,5	33,5	80	20	55	45

Schließlich müssen in diesem Zusammenhang noch Stadienprüfungen erwähnt werden, die im Anschluß an die ausführlicher behandelten Durchzuchtversuche gemacht wurden (Tabelle 39). Es handelt sich hier um eine gewisse Auslese, die aus einer El-Stammzucht hervorgegangen war. Nach dem Ansetzen der Ver trat hier Polyedrie ein, die ins Gewicht fallende Opfer nur an der äußerst ungünstigen Futterart Bp forderte. Diese Toten wurden von der Ausgangszahl abgezogen. Sonst war die Sterblichkeit unwesentlich. (An K. starben 5,5 und an Bp 11% Tiere im VII. Endstadium; ihr Geschlecht wurde nicht festgestellt.) — Wir erkennen den Unterschied zwischen F und K und — einen Tag früher angesetzt — den zwischen Bv und Bp, der wohl noch größer ausgefallen wäre, wenn an Bv nicht besonders viel ♀♀ angesetzt worden wären.

Tabelle 39

Stadium V Angesetzt		Endstadien in %			
		VI	VII	♂	♀
12. 5.	F. . .	62,5	37,5	65	44
	K . .	94	6	59	35,5
11. 5.	Bv . .	59	29,5	23,5	64,5
	Bp . .	36,5	64,5	45,5	36,5

Wie z. B. die Entwicklungszeiten für die Einzeltiere in Tabelle 35 zeigten, ist die Entwicklungsdauer vom Beginn eines beliebigen Endstadiums bis zur Verpuppung immer wesentlich länger als das Häutungsintervall irgend eines anderen hohen Stadiums, das nicht gerade das Endstadium darstellt. Von dieser Tatsache aus wird die ungeklärte Beobachtung von Zwölfer (1934, Abb. 8) verständlich, daß bei seiner Prüfung des Stadiums V die zu erwartende Verzögerung der Entwicklungsdauer in der hohen Temperatur ausblieb. Mit dem durch diese Temperatur be-

dingten starken Anteil der hohen Endstadien war nämlich zwangsläufig auch ein zu hoher Anteil an Raupen verbunden, die die kurze Entwicklungsdauer bis zum VI. Stadium durchmachten und so das obige Bild entstehen ließen.

b) Gesamtentwicklungsdauer und Protandrie

In Abb. 17 ist die Entwicklungsdauer bis zur Verpuppung getrennt für beide Geschlechter dargestellt. Der Abschluß jedes Balkens bezeichnet das Durchschnittsdatum aller verpuppten Weibchen; jenes der Männchen deutet gleichfalls ein senkrechter Strich an. Er befindet sich entsprechend der Erscheinung der Protandrie stets vor dem erstgenannten. Ebenso stellt jeweils der erste der beiden punktierten Abstriche den frühesten Verpuppungstermin für Männchen dar, der zweite den für Weibchen.

In beiden Geschlechtern bemerken wir, daß die Verpuppung in 27° früher beginnt als in 22°. Es hängt das damit zusammen, daß die hohe Temperatur dem Entwicklungsminimum näher kommt als 22°. Bei der ungünstigen Futterart F verlagert es sich, wie zu erwarten ist, mehr zum Optimum hin — offenbar auch schon bei den Männchen an K. Auch der Verpuppungsdurchschnitt setzt in 27° fast überall früher ein. Hier kann dies aber auch auf der größeren Sterblichkeit beruhen, wie sie ja an Bv und K (Tabelle 32) auftrat. Wo sie nämlich kaum größer ist als in 22°, zeigt sich Verzögerung wie bei F, oder es wird doch der Abstand zum Verpuppungsbeginn viel weiter als im Optimum wie bei E. Diese Erscheinung entspricht den Feststellungen von Janisch (1938b), nach denen grundsätzlich die Differenz zwischen Beginn und Mittelwert der Häutungen und natürlich auch Verpuppungen, die eine Population durchmacht, im Optimum am geringsten ist. An EH, das wir mit E, wo ja keine Raupen V auftraten (vgl. Abb. 14), vergleichen können, macht sich der Einfluß des Hungers sehr stark in der verzögerten Entwicklungsdauer bemerkbar. Die Kurven der Häutungsfolgen zum VI. Stadium lagen bei diesen beiden Populationen noch dicht zusammen.

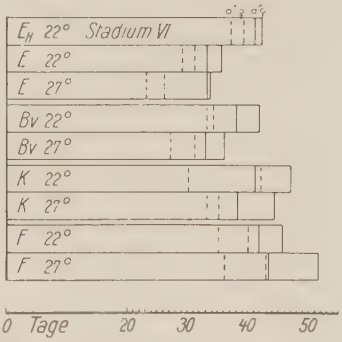

Abb. 17. Früheste Verpuppung (senkrecht gestrichelt) und Mittelwert (senkrecht ausgezogen), nach dem Geschlecht getrennt bei Durchzucht an verschiedenen Futterarten in 22 und 27°. Sommer 1937

Bei beiden Geschlechtern können wir bei der Wertung der Entwicklungsdauer sowohl nach Beginn wie nach Mittelwert der Verpuppungen die Futterreihenfolge E—Bv—K—F aufstellen. E ist also von Bv nicht eingeholt worden!

Die gleiche Futterreihenfolge ergibt sich im allgemeinen in beiden Geschlechtern, wenn wir die Zunahme der Protandrie als ungünstiges Merkmal auffassen. Nur K hat ein abweichendes Verhalten sowohl im

Verhältnis zu F (Beginn und Durchschnitt in 22°), als auch zu den besseren Futterarten (Beginn in 27°). In der hohen Temperatur reiht es sich bezüglich des Durchschnitts wieder ein. Was aber das Verhalten in 22° angeht, so haben wir es da mit besonderen gleich zu besprechenden Umständen zu tun.

Nach dem im vorigen Abschnitt (Endstadium) behandelten Verhältnissen drängt sich die Annahme auf, daß die Protandrie mit dem mehr oder weniger starken Auftreten verschiedener Endstadien Hand in Hand geht. In der Tat können wir — die bezeichnendsten Fälle herausgegriffen — feststellen, daß mit der Aufteilung der Raupen auf mehrere Endstadien an F und Bv auch die Protandrie im Verpuppungsdurchschnitt einen hohen Wert besitzt gegenüber E in 22°, daß sie ebenso in 27° an Bv sinkt, an F steigt. Im Verpuppungsbeginn mußte sie an Bv in 27° dagegen zunehmen, da hier kein ♀ V auftrat.

Mit ihrer geringen Aufteilung der Endstadien geben E und K nun Gelegenheit, nachzuprüfen, ob auch innerhalb desselben Endstadiums Protandrie möglich ist. Die Ziffern für den Verpuppungsdurchschnitt im VI. Endstadium sind in Tabelle 40 gegeben. Danach kommt an E Protandrie bereits so gut wie nicht mehr vor. Es wird daran liegen, daß — abgesehen von dem Futterwert — in 27° doch noch einige ♂♂ als Raupen V vorausgeeilt und in 22° einige ♀♀ als VII nachgeblieben sind. An Bv und F ist aus diesen Gründen der Stadienverschiebung ein Vergleich gar nicht erst möglich; indessen fallen die frühesten Verpuppungen innerhalb eines Stadiums auch hier fast regelmäßig auf ♂♂. An K endlich beträgt der Vorsprung der ♂♂ in beiden Temperaturen im gleichen Endstadium VI rund 5 Tage.

Tabelle 40

	Mittelwert der Entwicklungsdauer bis zur Verpuppung im VI. Endstadium in Tagen			
	22°		27°	
	♂	♀	♂	♀
K	41	45,8	38,7	43,5
E	33,5	33,2	33,3	33,7

Das Ausmaß der Protandrie ist, wie wir aus vorstehendem folgern müssen, wesentlich von dem Wert des Futters abhängig. Denn obwohl K keine stärkere Aufteilung der Endstadien hervorruft, entscheidet hier doch der geringere Futterwert den Grad der Protandrie. Eine andere Frage ist die, ob ihre Zunahme an den ungünstigen Futterarten einfach auf die dank der längeren Entwicklungsdauer vergrößerte Variationsbreite zurückgeführt werden darf. Diese müßte ja die Geschlechter zeitlich voneinander entfernen, wenn nämlich auch unter vollkommen optimalen Bedingungen Protandrie vorhanden ist; oder aber es wirkt darüber hinaus

der Futtereinfluß verstärkend, indem jedes der beiden Geschlechter an und für sich verschieden empfindlich ist. Die zweite Lösung besitzt viel Wahrscheinlichkeit für sich. Doch ist eine endgültige Klärung auf Grund des vorliegenden Materials noch nicht möglich, — besonders deswegen, weil man nicht ohne weiteres voraussetzen darf, daß die Sterblichkeit, die erschwerend dazutritt, ausschließlich oder auch nur zum Teil eine verkürzte Variationsbreite verursacht (vgl. später S. 436). Wir kommen darauf noch einmal bei der Besprechung des Sexualindex' zurück.

c) Eizahl

Es mußte leider darauf verzichtet werden, aus den Befruchtungsverhältnissen bei der Eiablage Schlüsse zu ziehen. Wenn es auch in 22° fast stets gelang, die Falter zur Kopula zu bringen, so standen doch nicht immer rechtzeitig ♂♂ zur Verfügung. (In 27° wurden nur in 4% aller Fälle befruchtete Eier abgelegt.) Es wurden daher sämtliche legereifen Eier eines Weibchens gezählt, die sich also aus den abgelegten und den im Abdomen verbliebenen zusammensetzen. Übrigens sind bei der ausschließlichen Bildung unbefruchtet bleibender Eier entgegen Eidmann (1931) alle Fälle möglich von der Gesamtablage dieser Eier — besonders bei geringen Mengen (Hunger) und in 27° — bis zum Gesamtverbleiben im Abdomen.

Zunächst sind die tatsächlichen Mittel- und Höchstwerte der Eiablage angegeben (Tabelle 41). Wir bekommen dann in 22° folgende Futterreihenfolge: Bv—K = E = F—EH und in 27° deutlicher unterschieden Bv—E—K—F. Es ist notwendig, noch die durch die Sterblichkeit geschaffene Auslese in Betracht zu ziehen. Dann müssen wir unter der Voraussetzung gleicher Ausgangstierzahl und gleicher Verteilung der Geschlechter z. B. bei den Futterarten mit geringerer Sterblichkeit E und K die zu zählenden Weibchen auf die Zahl der an Bv überlebenden herabsetzen und hierbei die besten Eierleger auswählen, wie es gleichfalls in Tabelle 41 geschehen ist.

Auch jetzt hält Bv in beiden Temperaturen bei weitem die Spitze. Daß E höchstens K gleichrangig ist, beruht wohl auf der mehrfach erwähnten schlechten Herkunft von E. In 27° ist der Unterschied zwischen E und K um so deutlicher. F steht immer am Ende. An EH macht sich der Einfluß des Hungers in recht geringer Eizahl bemerkbar. Die in 27 und 22° etwa gleich starke Eiproduktion an Bv weist darauf hin, daß im Gegensatz zu anderen Futterarten bei Ernährung mit diesem Futter der vitale Temperaturbereich für die Nonnenraupen besonders weit gespannt ist, ein Beweis für die besonders gute Qualität von Bv.

Wenn wir aber der Bedeutung der Futterarten als Dauerfutter für das ganze Raupenleben gerecht werden wollen, müssen wir die gesamte Eiproduktion einer Population an einem Futter betrachten, also inwieweit diese unter Umständen Einbuße durch Sterblichkeit erlitten hat. Legen wir

Tabelle 41

Durchzucht Eizahl	EH	E	K	Bv	F
22° C					
Mittelwert . . .	51,2	181,7	194,9	280,2	181,8
Höchstwert . .	97	253	265	338	245
Mittelwert[1]) . .	—	229,8	227,8	280,2	—
Mittelwert[2]) . .	—	241	245	—	181,8
27° C					
Mittelwert . . .	—	127,2	74,2	274,3	68,5
Höchstwert . .	—	229	145	373	105

überall eine gleich hohe Ausgangstierzahl von 45 Tieren zugrunde, so erhalten wir die Tabelle 42. An E, wo ja in beiden Temperaturen kaum Sterblichkeit auftrat, wird der schädigende Einfluß von 27° durch Abnahme der Eiproduktion deutlich. Die Differenz bei K ist noch größer, auch dadurch, daß in 27° bereits etwas Sterblichkeit hinzukommt. Die in 22° E ein wenig übertreffende Eizahl beruht, wie schon gesagt wurde, auf dem Fehlen der Ersthäuter in der E-Population.

Tabelle 42

°C	Gesamteizahl			
	E	Bv	K	F
22	3618	2677	4150	696
27	2544	3533	1040	309

An Bv wurden in 27° mehr Eier erzeugt als in 22°. Dieses zunächst befremdende Ergebnis findet in erster Linie seine Begründung in der ungleichen Geschlechterauslese, auf die wir noch bei Besprechung des Sexualindex zurückkommen (S. 435). Aus Tabelle 44 wird nämlich ersichtlich, daß die ♀♀ in 22° viel stärker ausgemerzt worden sind. Alle überleben ja auch nicht in 27°. Trotz dieser im I. Stadium eingreifenden Sterblichkeit ist hier die Eizahl größer als an E. Bei einem gleichgearteten Verlauf der Sterblichkeit in 22° müßten an Bv mindestens ebenso hohe Eiablagen vonstatten gehen wie an K bzw. E. F folgt erst in weitem Abstand.

Es bleibt noch übrig, die in früherem Rahmen (Tabelle 39) besprochenen Stadienprüfungen V des gleichen Sommers heranzuziehen. Trotz der geringen Tierzahl sind auch hier die Futterunterschiede sehr deutlich besonders zwischen den beiden Birkenarten (Tabelle 43). Selbst wenn erst das VI. Stadium angesetzt wird, scheint sich derartig verschiedenes Futter

[1]) Durchschnittliche Eizahl für die besten Eierleger jeder Population, die an Zahl den überlebenden ♀♀ an Bv entsprechen.

[2]) Durchschnittliche Eizahl für die besten Eierleger jeder Population, die an Zahl den überlebenden ♀♀ an F entsprechen.

noch auszuwirken (Tabelle 43). Mit der Eizahl von 447 an Bv in 22° haben wir hier auch die außergewöhnliche Höchstzahl der bisher bei einem Nonnenweibchen gefundenen Eier. Von diesen wurden 425 befruchtet und abgelegt. Das Maximum an befruchtet abgelegten Eiern wurde aber von einem anderen ♀ des gleichen Versuchs mit 434 Eiern erreicht, weitere 2 verblieben im Abdomen[1]).

Tabelle 43

Eizahl	K	F	Bv	Bp
Stadium V 22° C				
Mittelwert	182	174,4	329,4	56
Höchstwert	254	279	447	94
Stadium VI 22° C				
Mittelwert	—	—	240	142
Höchstwert	—	—	287	148

Wenn wir auf die Hauptversuche zurückkommen, so reichte die Zahl der V. und VII. Endstadien nicht aus, um die Zahlenunterschiede als gesichert herauszustellen, die für bestimmte Endstadien innerhalb einer Futterart bezüglich der Eiproduktion gefunden wurden. Es kann jedoch gesagt werden, daß erwartungsgemäß keinesfalls die Raupen V schlechter und die Raupen VII besser als die VIer abschneiden; sondern es hat eher den umgekehrten Anschein.

d) Falterschlüpfen

In 22° wurde festgestellt, daß ♀♀ eine kürzere Puppenruhe erfordern als ♂♂. Da diese Erscheinung bereits für tiefere Temperaturen bekannt ist (Zwölfer 1933) und mit dem Futtereinfluß nicht in Zusammenhang steht, kann hier auf nähere Zahlenangaben verzichtet werden.

Es ließ sich nicht nachweisen, daß die Schlüpffolge der ♀♀, abgesehen von ganz vereinzelten „Nachzüglern", von Einfluß auf die Zahl der später erzeugten Eier ist. Deswegen erscheint es nicht gangbar, den Vergleich der Futterarten durch Ausschaltung der letzten Tiere bei der Entwicklungsdauer (S. 432) einwandfreier zu gestalten. Denn nicht immer — oder jetzt im vorgerückten Raupenleben nicht mehr — brauchen die letzten Tiere, nach der Eizahl zu urteilen, die „Todeskandidaten" unter ungünstigeren Umständen zu sein.

e) Sexualindex

Es sind unter den Versuchen einige, die trotz 0% Sterblichkeit am Ende einen sehr ungleichen Anteil der Geschlechter aufweisen und damit zeigen, daß oft in dieser Hinsicht der Zufall beim Ansetzen der Eiraupen hineinspielt. Trotzdem lassen die restlichen Versuche Gesetzmäßigkeiten

[1]) Janisch erzielte 1940 als Höchstzahlen je Weibchen: 546 befruchtet abgelegte Eier, keine im Abdomen und 541 befruchtet abgelegte, 18 im Abdomen = 559 Eier.

inbezug auf die Auswahl der Geschlechter bei der Sterblichkeit vermuten. Denn der Anteil der ♀♀ ist in 27° durchweg bei jedem Futter höher als in 22° (Tabelle 44). Die Bv-Versuche sind hier getrennt aufgeführt, um die Übereinstimmung zu zeigen. Besteht die Annahme zu recht, so kann die Geschlechterauslese sowohl schon im I. Stadium (Bv) wie in späteren (K) auftreten. — Größere Sicherheit bekommen die Ergebnisse dadurch, daß sie mit jenen von Zwölfer (1933) insofern übereinstimmen, als auch dort der Sexualindex mit höherer Temperatur ansteigt. In seiner Kurve liegt der Sexualindexwert 0,5 zwischen 21 und 22°, so daß die bei uns vorliegende Sterblichkeit der ♀♀ auf den alleinigen Einfluß des Futters zurückzuführen wäre. So wird es verständlich, daß der besagte Temperatureinfluß bei F am geringsten zur Geltung kommt, weil sich hier überwiegend die vergleichsweise schlechteste Qualität des Futters äußert. Schließlich scheint, wie weiter oben ausgeführt wurde, die übermäßige Zunahme der Protandrie in die gleiche Richtung zu weisen. Die Einflüsse ungünstigen Futters einerseits und schädigend hoher Temperatur andererseits würden sich hier demnach nicht wie auf anderen bisher untersuchten Gebieten gleichsinnig äußern.

Tabelle 44

	Verpuppung in %			
	22° C		27° C	
	♂	♀	♂	♀
Bv 1.	41	32	15	22
Bv 2	39	16	16	38
F	24	8	23	10
K	—	—	24	34

In Übereinstimmung mit unseren Ergebnissen fand Pictet (1905) eine Zunahme des Sexualindex mit schlechter werdender Ernährung.

In Versuchen an Eicheln, wo vom IV. und V. Stadium an starke Übervölkerung herrschte, überlebten in 19° 42,5% ♂♂ und nur 7,5% ♀♀; in 22° 38,5% ♂♂ und ebenfalls nur 7,5% ♀♀. Hier fand zweifellos eine starke Ausmerze der ♀♀ statt. Sie ist wohl kaum durch das Futter selbst bedingt. Vielmehr waren die eine längere Entwicklung beanspruchenden ♀♀ der Übervölkerung auch längere Zeit ausgesetzt und fielen ihr wohl darum zahlreicher zum Opfer.

VI. Freilandbeobachtungen

Um Anhaltspunkte über die Raupenentwicklung an verschiedenen Futterpflanzen auch im Freien zu gewinnen, wurden einmal wöchentlich bestimmte Feststellungen getroffen in dem von Nonnen mäßig besetzten Forst Rüthnick bei Berlin, und zwar vornehmlich im Befallsjahr 1937.

Durch Aufstellung von Kottafeln wurden einige Bäume unter dauernder Kontrolle gehalten; die Ergebnisse der Kotauszählung (von drei Karos zu je 25 cm² in der Diagonale einer Leimtafel) sind in Tabelle 45 niedergelegt. Die tatsächliche Anzahl der Kotstückchen kann aber nicht verglichen werden, denn es handelt sich um Bäume verschiedener Mächtigkeit und schon deshalb verschieden starken Befalls. Außerdem war auch in den einzelnen Jagen der Raupenbestand recht unterschiedlich. Wir vergleichen daher nur den Verlauf der Kotproduktion, also ihre Ab- und Zunahme. Die Verhältniszahlen sind in Klammern beigefügt.

Tabelle 45

1937	Alter in Jahren	Jagen und Bonität	Durchschnittlicher Kotfall je Tag in der Zeit vom				
			8.—10. 6.	11.—14. 6.	15.—17. 6.	18.—22. 6.	23.6.—2.7.
Weißbirke . .	33	141	88 (88)	53 (53)	98 (98)	5 (5)	1 (1)
Kiefer . . .	33	II	35 (8,8)	19,5 (4,9)	8 (2)	4 (1)	5,5 (1,4)
Eiche. . . .	77	155	48 (12)	26,5 (6,5)	6 (1,5)	4 (1)	4 (1)
Kiefer . . .	69	I—II	116 (5)	73,5 (3,2)	80 (3,5)	24 (1)	23 (1)
Buche . . .	80	24	49 (3,8)	30 (2,3)	28 (2,1)	13 (1)	25 (2)
Kiefer . . .	99	?	65 (3,6)	50 (2,8)	40 (2,2)	21 (1,2)	18 (1)

An der Buche hatte bereits vor dem ersten Kontrolltermin aus früher erwähnten Gründen starke Abwanderung eingesetzt. Davon rührt es her, daß hier jetzt die Abnahme der Kotproduktion am langsamsten vor sich geht, zumal da durch erneute Zuwanderung der Bestand immer wieder aufgefrischt wird. Trotz der günstigen Qualität dieses Futters wird der Kotfall nicht wie bei den übrigen günstigen Laubarten E und Bv durch baldige Verpuppung zum Abschluß gebracht. Denn es kommen aus der Umgebung vom Kiefernaltholz und Heidelbeerunterwuchs ziemlich zurückgebliebene Raupen zusammen, wie auch die Entwicklung an der Kontrollkiefer zeigt.

An E geht die Abnahme der Kotproduktion gleichmäßig und rasch vor sich, sie kommt schon früh fast zum Stillstand, wenn die Mehrzahl der Raupen die Verpuppung eingeht. An der nur wenige Meter entfernt stehenden Kontrollkiefer verzögert sich diese stark, so daß der Kotfall noch lange Zeit anhält.

An Bv wurde der Kotfall ganz plötzlich beendet. Das ist wahrscheinlich durch eine geringe Variationsbreite der Tiere bedingt. Andererseits ist gegenüber E deutlich eine Verzögerung der Verpuppungen wahrzunehmen. Beide Erscheinungen traten bekanntlich auch in den Laboratoriumsversuchen auf.

Schneller als an den anderen (Alt-)Kiefern geht die Entwicklung an dieser (mittelalten) Kiefer vor sich, ohne den günstigen Verlauf an E zu erreichen.

Kleinere Schwankungen zu besprechen, erübrigt sich, da sie nur auf Veränderungen in der Witterung beruhen werden. — Alle Versuchsbäume boten bis zum Abschluß der Raupenentwicklung ausreichende Nahrungsmengen.

An anderen wechselnden Bäumen wurden regelmäßig Raupen abgesammelt. Diese wurden bis zur nächsten Häutung gehalten, worauf mit Sicherheit auf Grund der Größe der abgeworfenen Kopfkapseln ihr Stadium bestimmt werden konnte. Die Zählungen sind in Tabelle 46 wiedergegeben, und im Text wurde im Bedarfsfalle auf sie verwiesen. Bei der Abnahme der Raupen wurden nach Möglichkeit freistehende, aber doch windgeschützte und hohe Bäume ausgewählt. Sie wurden gefällt oder zum großen Teil erklettert.

Tabelle 46

Stand der Raupenentwicklung an bestimmten Tagen und Futterarten während zweier Jahre im Forstamt Kremmen (Stadien in %)

1936 Pflanze	Jagen	16. 5. I	16. 5. II
Fichte	105	39	61
Heidelbeere	105	100	—
Lärche	105	33	67
Kiefer	Strubenberg	45	55
Kiefer	Strubenberg	58	42
Fichte	Strubenberg	43	57
Buche	130	21	79
Weißbirke	141	90	10
33 Jahre, II. Bon.			

Pflanze	Jagen	14. 6. II	III	IV	V
Fichte	35	—	38	62	—
Kiefer	35	3	66	32	—
Buche	35	10	25	55	10
Tanne	35	—	44	56	—

1937 Baum	Alter in Jahren	Jagen und Bonit.	19. 5. I	II	III	26. 5. II	III	IV	2. 6. II	III	IV	V	10. 6. III	IV	V
Eiche	etwa 25	35	8	89	3	0	95	5	0	15	85	0	—	—	—
Buche	„ 25	35	4	94	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Kiefer	„ 25	35	—	—	—	11	89	0	9	50	41	0	17	79	17
Fichte	?	105	18	82	0	—	—	—	0	41	53	6	—	—	—
Weimutskiefer	39	105 II	44	56	0	93	7	0	44	49	7	0	—	—	—
Kiefer	39	105 II	—	—	—	59	41	0	2	87	11	0	—	—	—
Kiefer	7—11	88 II—III	—	—	—	8	92	0	8	51	41	0	—	—	—
Eiche	77	125/126 I—II	—	—	—	1	77	22	4	21	70	5	—	—	—
Buche	77	125/126 I—II	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	37	61
Kiefer	69—119	125/126 I—II	—	—	I 4	64	32	0	15	75	10	0	28	72	0

Wahlversuche

Ein Merkmal für den Wert eines Futters ist auch der Zeitpunkt, an dem die Raupen an ihm zu fressen beginnen. Eiraupen, auch wenn sie den sogenannten Spiegel verlassen hatten, rührten zunächst keine Nahrung an. An ein günstiges Futter wie E gingen sie dann nach einer gewissen Zeit heran, zu einem weniger günstigen wie K konnten sie sich erst später entschließen. Bei älteren Raupen war u. a. zu beobachten, daß Notfutter immer erst nach geraumer Zeit angenommen wurde. Schon bei fast allen Futterarten aus den Gruppen B und C (Tabelle 19) zeigten die Tiere eine starke Unruhe und liefen viel umher, bevor sie sich mit dem gebotenen Futter abfanden und richtig daran fraßen. Im Freiland wären also die Raupen in der Zwischenzeit von den betreffenden Pflanzen abgewandert.

Ob auch bei den Hauptfutterarten eine oft bestrittene Auswahl stattfindet, sollen die Wahlversuche klären. Um die Lichtwendigkeit beim Ansetzen der Versuche als Fehlerquelle ganz auszuschalten, wurden nur Tiere genommen, die gerade vor der Häutung standen und daher unbeweglich an einem Fleck saßen. In einer Dunkelkammer bei etwa 20° wurden durchschnittlich 60 Tiere in den Mittelpunkt einer 65 cm im Durchmesser messenden Glasscheibe gesetzt. Im Umkreis in gleichen Abständen befanden sich die einzelnen Futterarten, in Röhrchen frisch gehalten. Ein Entkommen der Tiere wurde durch Bestreichen des Glasrandes mit Kampfervaseline verhindert. Bei Beendigung des Versuchs nach zwei Tagen wurden die Tiere an jedem Futter gezählt. Etwa 20 waren im Durchschnitt als „neutral" zu bewerten. Die prozentuale Verteilung der übrigen auf die Futterarten ist Tabelle 47 zu entnehmen.

Tabelle 47

Nr.	Versuchsdauer	Stadium	Raupen in %							Zahl der Arten
			Bu	E	Bv	F	K	Bp	Banksiefer	
1	31. 5.— 2. 6.	III	11	—	—	30	38	21	—	4
2	3. 6.— 5. 6.	IV	—	—	44	28	28	—	—	3
3	5. 6.— 7. 6.	III	—	11[1])	40	29	9	11	—	5
4	8. 6.—10. 6.	III	—	43	16[1])	8	21	12	—	5
5	11. 6.—13. 6.	III	—	—	—	17,5	23,5	—	59	3
6	13. 6.—15. 6.	III	5	31	39	9	16	—	—	5
7	19. 6.—21. 6.	IV	14	25	—	28	22	11	—	5
8	6. 7.— 7. 7.	VI	—	—	—	50	50	—	—	2

Folgende Verhältnisse sind in allen in Frage kommenden Versuchen übereinstimmend anzutreffen:

[1]) Futter vertrocknet.

E—F, K, Bp; Bv—F, K, Bp. In den Ausnahmefällen (Nr. 3: E, Nr. 4: Bv) war das gute Laubfutter bereits vertrocknet, aber starker Kotfall zeigte an, daß hier vor kurzem noch viele Tiere gesessen hatten. Nicht ganz so regelmäßig ist zu erkennen, daß Bp auch schlechter als die beiden Nadelhölzer ist, und das Verhältnis dieser zwei Arten wechselt stark ab, wahrscheinlich wegen mechanischer Verschiedenheiten der Nadeln. Einleuchtend ist wieder die Bevorzugung der Bankskiefer vor K und das Meiden der zu hart gewordenen Bu vom III. Stadium.

Mindestens zwischen den Laubarten E und Bv einerseits und den Arten F, K und Bp andererseits wird von den Raupen ein Unterschied gemacht. Die hergebrachte Meinung, daß die Raupen an einigermaßen zuträglichem Futter, an das sie geraten, sofort bleiben, kann höchstens noch zutreffen auf solche Tiere, die in ihrem jeweiligen Stadium schon gefressen haben, und besteht wohl zu Recht bei den frisch gehäuteten Raupen, die bereits eine Zeitlang vergeblich auf Futtersuche waren.

VII. Die Ergebnisse und ihre praktische Bedeutung

Bei einer vergleichenden Betrachtung der untersuchten Futterpflanzen ist festzustellen, daß ihr physiologischer Nahrungswert und ihre mechanische Eignung für die Nonne scharf zu trennen sind.

Im großen und ganzen bilden gerade die bestandbildenden Waldbäume auch physiologisch eine günstigere Nahrung für die Raupen als die weniger angebauten Holzarten. Trotzdem ist auch ihr Nährwert nach den vorliegenden Versuchen noch so verschieden, daß er im Freiland bei den nicht besten Bedingungen der sonstigen Umweltfaktoren unbedingt zur Geltung kommen muß; wirkte er sich doch auch im Laboratorium besonders in den schädigenden Temperaturen aus.

Ebenso wie es Maercks getan hat, ist zunächst eine deutliche Scheidung zwischen Laub- und Nadelarten zu treffen, auch wenn die Nadelarten in mechanischer Beziehung einwandfrei waren. Unter den Laubarten steht Buche obenan. Danach folgen ziemlich dicht aufeinander Eiche und Hainbuche — hier gehören auch Apfel und Hasel hinein — und endlich Lärche. Es ist anzunehmen, daß der ungünstigere Wert von Lärche, an der nur bis zum Stadium IV durchgezogen wurde, erst später voll zum Vorschein kommt, wie er sich ja auch schon während der 3. Häutung ankündigt, so daß dieses Futter ernährungsphysiologisch den Übergang zu den immergrünen Nadelhölzern bildet.

Unter den Hauptfutterarten der Laubbäume nehmen nur die Birken und Erlen eine Sonderstellung ein und zwar eine sich widersprechende. Denn während die Birken, und besonders die genauer untersuchte Weißbirke, für die jungen Raupen auf jeden Fall Sterblichkeit und Entwicklungsverzögerungen hervorrufen, waren die Raupen an Erle gerade in den letzten Stadien nicht durchzubringen. Der Nahrungswert der Weiß-

birke wird dagegen für ältere Raupen so hervorragend, daß er wohl alle übrigen Laubarten übertrifft.

Die mechanische Beschaffenheit der alten Nadeln ebenso wie die Veränderlichkeit von jungem Laub und Nadeln im Laufe jeden Frühjahrs verursachen nun viele und wichtige Abweichungen in der Entwicklung der Raupen. Durch eben diese Umstände wird es auch bei den Nadeln schwer gemacht, die rein physiologischen Unterschiede der Nahrung zu erkennen. Auf Grund unserer Versuche möchten wir aber annehmen, daß sich Fichte und Kiefer hierin ungefähr die Waage halten. Entscheidend für die Raupenentwicklung im Freiland wird daher hier gerade der mechanische Faktor sein, dessen Wirksamkeit abhängt vom Zeitpunkt des Raupenschlüpfens, des Ausschlagens der Bäume und ihrem Alter.

In Tabelle 48 und 49 sind diese Versuchsergebnisse noch einmal übersichtlich zusammengefaßt. Und zwar sieht man in der ersten Tabelle 48, inwieweit diesjähriges Laub- und Nadelfutter bis Ende Juli für die einzelnen Raupenstadien schädlich oder ganz unzureichend wird. Aus Tabelle 49 ist dagegen zu entnehmen, in welchem Ausmaß vorjährige Nadeln von mehrjährigen Bäumen der im Forstbetrieb in Frage kommenden Nadelhölzer für die ersten Raupenstadien Anlaß für Schädigungen sind.

Für das Freiland von großer Bedeutung ist zweifellos die rasche Verhärtung der Buchenblätter, die bald einen Stand erreicht, wo sich überhaupt keine Raupe mehr häuten kann (2 Wochen für Raupe I, 4 Wochen für Raupe II). Am nächsten kommt diesen Werten als zweite Pflanze Fichte. Daß im Freiland keine entsprechenden Beobachtungen wie bei Buche zu machen sind, ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß den Raupen meist auch später getriebene Bäume zur Verfügung stehen. Es ist früher der Vorschlag gemacht worden, möglichst spättreibende Fichten anzubauen, um den eventuell früher schlüpfenden Eiraupen keine

Tabelle 48

Ablehnung und Annahme altwerdender diesjähriger Blätter und Nadeln von den Raupenstadien I—III

Futter	I	II	III	IV
Buche	a (< 2)	a (> 4)	b	b—c
Eiche	b	b	b—c	c
Hainbuche	b	—	—	—
Lärche	c	—	—	—
Fichte	a (2)	a (5)	b	b—c
Kiefer	a (3)	b	b	c

Erklärung: a = Ablehnung bzw. keine Häutungsmöglichkeit, in ( ) der Grenzschwellenwert in Wochen, b = Annahme unter Schädigung, b 1 = Annahme unter stärkerer Schädigung, b 2 = Annahme unter schwächerer Schädigung, c = Annahme ohne Schädigung.

Nahrung zu bieten. Es ist aber nach unseren Ergebnissen durchaus in Erwägung zu ziehen, den umgekehrten Weg zu beschreiten, also einheitlich frühtreibende Fichten zu pflanzen. Allerdings kann diese Methode nur da Erfolg haben, wo die Raupen nach ihrem Abwandern keine Ersatznahrung finden.

Tabelle 49

Ablehnung und Annahme vorjähriger Nadeln von den Raupenstadien I—III

(Erläuterung s. Tabelle 48)

Futter	I	II	III
Fichte	a	a	b 1
Kiefer	a	b 1	b 2
Weimutskiefer	a	b 2	b
Schwarzkiefer	a	a	b 1
Zirbelkiefer	a	b 2	b
Tanne	a	b 1	b 2
Douglasie	a	b 1	b 2
Blautanne	a	b 1	b 2

Wir kommen damit auf die übrigen Futterpflanzen der Nonnenraupen. Es hat sich bei ihrer Prüfung herausgestellt, daß nur eine sehr geringe Zahl von Arten in Betracht kommt, die ohne weiteres eine Fortpflanzung ermöglichen (Gruppe D der Tabelle 19). Wirklich noch geeignet und im Walde häufig vorkommend ist nur die Heidelbeere, eine Pflanze der Bodenflora also, zu der die Raupen erst sekundär von den Bäumen gelangen. Wo die Arten aus der Gruppe D fehlen, dürfte überhaupt keine Entwicklung der Eiraupen möglich sein. Von den Hauptfutterarten müssen diesjährige Triebe zur Verfügung stehen. Die Meinung, daß alte Nadeln den Eiraupen das Fortkommen erlauben, muß endlich für alle Arten der Tabelle 49 ins Reich der Fabel verwiesen werden. (Die Pollen, insbesondere von Kiefern, werden keine nennenswerte Rolle spielen; ihre Eignung ist zeitlich sehr beschränkt.) Aus dieser Tabelle ergibt sich ferner, daß auch für die weiteren Raupenstadien die Altnadeln noch nicht vollwertig sind, und zwar in verschiedenem Grade bei den einzelnen Arten.

Z. B. sind die Schädigungen bei den dünnen Nadeln von Weimuts- und Zirbelkiefer verhältnismäßig gering und schon im III. Stadium aufgehoben ungeachtet des ungünstigen physiologischen Nahrungswertes dieser Futterarten. Besonders fällt der Unterschied von Kiefer und Fichte auf. Alte Fichtennadeln werden auch vom Stadium II noch nicht vertragen, hinterlassen bei dem III. starke und bei IV noch schwache Schädigungen. An Kiefern setzt die Häutungsfähigkeit schon im II. Stadium ein und im III. Stadium zeigt sich eine bedeutend geringere Schädigung als bei Fichte.

Ganz entsprechend (Tabelle 48) werden natürlich diesjährige Nadeln von Kiefer für Stadium II nie vollkommen ungenießbar, von Fichte aber schon nach etwa 5 Wochen. Douglasie, Blautanne und Tanne verhalten sich ähnlich wie Kiefer, Schwarzkiefer dagegen wie Fichte.

Das Verhalten älterer Raupen gegenüber dem mechanischen Faktor muß geradezu positiv genannt werden. Diese häufig im Freiland beobachtete Bevorzugung konnte in ihren Anfängen schon für die kräftigsten Tiere des III. Stadiums festgestellt werden. Vielleicht beruht sie auf einer stärkeren Konzentration oder günstigeren Zusammensetzung der Nahrungsstoffe in alten Blättern und Nadeln. Bei Kiefernnadeln liegt aber nicht eine Abneigung gegen die jungen Triebe des Frühjahrs vor, sondern tritt erst ein, wenn sie alt geworden sind. Nur in diesem Zustand stehen sie ja den älteren Raupen im Freiland zur Verfügung, so daß dann das bekannte Fraßbild in Erscheinung tritt.

Eine wichtige Frage für die Bekämpfungsmethoden im Freiland ist auch die nach der Anfälligkeit der Raupenstadien. Auf Grund von verschiedenen Versuchen, besonders aber von Versuchen mit ungünstigen Futterarten, die gerade auf der Schwelle der Genießbarkeit für die Nonne stehen, ist wahrscheinlich gemacht worden, daß bei optimaler Vorzucht das Eiraupen- und das Endstadium am empfindlichsten und am wenigsten polyphag sind, und daß die Widerstandsfähigkeit vom II. bis IV. Stadium steigt. Hierbei wurde auf Zusammenhänge zwischen diesen Empfindlichkeitsgraden, den Zeiten für die Häutungsintervalle und der Lebensdauer der einzelnen Stadien hingewiesen.

Bei nichtoptimaler Vorzucht ist kein einwandfreies Bild von der Empfindlichkeit der Raupenstadien zu gewinnen. Wichtig sind hier die Ergebnisse des Futterwechsels. Zunächst ist ein Dauerfutter grundsätzlich von günstigem Einfluß gegenüber dem Wechsel. Das kann so weit gehen, daß im Vergleich dazu der Wechsel zu einem an sich besseren Futter zunächst schädigend wirkt. Je schlechter die Qualität eines Futters aber wird, um so weniger macht sich ihr Vorteil als Dauerfutter bemerkbar und schließlich ist eine Durchzucht an einem sehr schlechten Futter überhaupt nicht mehr möglich. Nehmen wir das Vorfutter als gleichbleibend an, so bewirkt der positive Futterwechsel, d. h. der Übergang zu einem besseren Futter ein desto stärkeres Aufholen, je größer der qualitative Abstand dieser beiden Futterarten, des Vor- und des Nachfutters ist. Der negative Futterwechsel, also der Übergang von einem besseren zu einem schlechteren Futter, macht sich dem gegenüber durch eine Verzögerung bemerkbar. Wird der qualitative Abstand allerdings auch hier sehr groß, so zeigt sich die Nachwirkung der günstigen Vorzucht darin, daß an dem schlechten Nachfutter nun bessere Werte erzielt werden als bei einer Durchzucht an demselben. Bei allen diesen Erwägungen ist — was zu beachten ist — stets nur die Reaktion an dem Nachfutter berücksichtigt worden, nicht aber die Gesamtentwicklung, die sich aus den zusammen-

gefügten Verhältnissen am Vor- und Nachfutter ergibt. In diesem Falle schneidet natürlich die Kombination negativer Futterwechsel besser ab als die Kombination positiver Futterwechsel — wenigstens zunächst. Im weiteren Verlauf der Entwicklung können aber die überlebenden Tiere an dem günstigen Futter ihre Anfangsschäden offenbar vollkommen ausgleichen. Hierfür liegen zwar keine Futterwechselversuche vor. Wir haben aber ähnliche Verhältnisse bei Durchzuchten an Futterarten, deren physiologischer oder mechanischer Wert für die ersten Stadien ungünstig war. Der erste Fall trifft für Weißbirke zu. Hier erreichen nun die Tiere schließlich eine Gesamtentwicklungsdauer, die z. B. kürzer ist als jene an Kiefer. In den beiden ersten Stadien hatten aber die Kieferntiere noch die kürzeren Entwicklungszeiten. Die Vermehrungsintensität ist an Birke auch zuletzt bei weitem größer als an Eiche, obwohl dieser gegenüber die Entwicklungsdauer eine längere bleibt.

Diese Durchzuchtversuche liefern also den Beweis, daß Anfangsschäden für die Überlebenden nicht von nachhaltigem Einfluß sind. Allerdings wirken sie sich letzten Endes doch durch die Anfangssterblichkeit auf die Populationsdichte und die Gesamtzahl der abgelegten Eier aus, zumal offenbar besonders die Weibchen ausgemerzt werden.

Für die Bildung großer Puppen und zahlreicher Eier ist tatsächlich die Nahrung in den letzten Raupenstadien entscheidend. Neben derartigen Versuchen, wo Tiere erst als Ver an verschiedene Nahrung angesetzt und zur Eiablage gebracht wurden, geht auch aus der Nachprüfung der Häutungszahl hervor, daß verschiedene Resultate derselben noch durch eine Trennung im vorletzten Stadium erreicht werden können. Allerdings wirken in dieser Beziehung neben einer gewissen Prädisposition auch vorübergehende Schädigungen vielleicht im II., sicher aber im III. Stadium durch Erhöhung der Häutungszahl nach.

Auf das Freiland übertragen würden diese Ergebnisse folgendes besagen: Für die Fortpflanzung der Nonne sind von größter Wichtigkeit die Nahrungsverhältnisse, die die älteren Raupen vorfinden. Schon bei zeitweisem Hunger im Endstadium wird die Eiproduktion jedes sich zum Falter entwickelnden Weibchens beträchtlich herabgesetzt. Auch die physiologischen Unterschiede der Futterarten kommen sehr in der Eiablage zur Geltung, nicht nur, wenn die Tiere als Raupen durchweg am gleichen Futter saßen, sondern, sind z. B. die optimalen Laubarten kahl gefressen und kann sich der letzte Fraß nur noch im Nadelholz vollziehen, so ist gleichfalls die Eierzeugung der einzelnen Weibchen herabgesetzt. Ein Kahlfraß aller Hauptfutterarten muß den Zusammenbruch einer Gradation im Gefolge haben, mindestens, wenn er von den Raupen durchgeführt worden ist, bevor sie ihr Endstadium erreicht hatten. Denn alle Pflanzen aus den Gruppen A—C (Tabelle 19) bieten keine Ersatznahrung. Soweit die Raupen nun nicht überhaupt eingehen, wird die von den einzelnen Faltern abgelegte Eizahl sehr gering sein.

Die andere Möglichkeit für eine zusammengenommen geringe Eiablage besteht darin, daß durch einen starken Abgang an Tieren in den ersten Stadien, der verhältnismäßig mehr durch die mechanische als die physiologische Beschaffenheit einer Nahrung bestimmt wird, der Bestand der noch übrig bleibenden Raupen sehr gelichtet wird. Zwar holen die Überlebenden auf, doch können sie den Ausfall nicht wettmachen und vielleicht erreichen sie selbst nicht ganz die Werte, die sie bei von Beginn an herrschenden optimalen Verhältnissen erreicht hätten.

VIII. Zusammenfassung

Kapitel I. Es werden Raupenpopulationen an neun verschiedenen Hauptfutterarten, zum Teil wiederholt, in sechs bis acht konstanten Temperaturstufen durchgezogen. Als Ergänzung hierzu dienen zahlreiche Prüfungen einzelner Raupenstadien in den Temperaturen.

Aus den physiologischen Reaktionen in der Entwicklungsdauer und Sterblichkeit wird der Nahrungswert des verabreichten Futters abgeleitet.

Kapitel II A. Die kürzesten Zeiten für den Häutungsbeginn bis zum IV. Stadium zeigen die Raupen an Buche. Es folgen Eiche — Hainbuche — Lärche — Weißbirke — Kiefer und Fichte.

Bei Durchzucht an Buche erfolgt in tiefen Temperaturen völliges Absterben. An Weißbirke tritt im Stadium I hohe Sterblichkeit auf. Die überlebenden Tiere kürzen ihre Entwicklungsdauer zu den späteren Häutungen ab.

Es werden die Zeitwerte ermittelt, nach denen eine Entwicklung für Raupen I und II an Buche, Fichte und Kiefer nicht mehr möglich ist. Eine mechanische Beeinflussung wird mit dem Alter der Raupen abnehmend und dem Alter des Futters ansteigend bis zum III. und IV. Stadium im einzelnen nachgewiesen. Ihr Unterschied zur physiologischen Schädigung besteht in der früheren (Stadium I) bzw. höheren (Stadium III) Sterblichkeit der schwächsten Tiere und unter Umständen in den früheren Häutungen der gesündesten Tiere.

Kapitel II B. Kiefern- und besonders Fichtenkeimlinge bilden eine ungünstige Nahrung. Kiefernkeimlinge üben eine teils vorteilhafte Wirkung aus, die den kräftigeren Tieren zugute kommt, teils eine nachteilige, die die schwachen Tiere trifft. Letztere äußert sich neben frühem Tod auch im Aussehen der Tiere. — Einschließlich der Hauptfutterarten werden 69 einheimische Pflanzenarten auf ihren Futterwert untersucht. Diese lassen sich einteilen in Arten, die unter sonst optimalen Bedingungen A. keinem Raupenstadium die Häutung ermöglichen, B. nur bei älteren und besonders kräftigen Tieren die Häutung zulassen, C. einen Teil der Population mit Verspätung bis zur Fortpflanzung bringen und D. allen oder fast allen Raupen die Entwicklung gewährleisten.

Von den Samen der Hauptfutterarten erlauben nur Eicheln fortlaufende Zuchten, ferner Häutungen die Fruchtstände von Birken und Grauerle. Die Annahme von Apfelkernen äußert sich in langer Lebensdauer oder in beinahe vollzogenen Häutungen. Im Eiraupen- und Endstadium herrscht die geringste Häutungs- bzw. Verpuppungsbereitschaft an ungünstigen Futterarten. Gleichzeitig sterben diese Raupen bei totalem Hunger in der kürzesten Zeit und benötigen sonst umgekehrt die längste Zeit bis zur nächsten Häutung bzw. bis zur Verpuppung.

Kapitel III. Durch zeitweilige Einschaltung von Hungerperioden werden die Unterschiede der Nahrungsqualität verschärft. Das wird nachgewiesen an den Werten für Häutungsanteil und -beginn und für Sterblichkeitsbeginn und -ende der Raupen. Gleich nach der Häutung einwirkender Hunger verzögert die nächsten Häutungen über die zusätzlichen Hungertage hinaus. Auch intermittierender Hunger verzögert die Häutungen. Werden im Endstadium Hungertage eingeschaltet, so finden die Verpuppungen später statt und die Eizahl wird herabgesetzt.

Kapitel IV. Das Dauerfutter ist grundsätzlich von Vorteil im Gegensatz zum Futterwechsel. Mit abnehmender Qualität des Futters verringert sich der Vorteil (ebenso bei Überführung der Tiere in tiefe Temperaturen). Die Qualität des Nachfutters drückt sich aus in der Tendenz zum Aufholen bzw. Zurückbleiben der Tiere. Die Qualität des Vorfutters verrät sich durch die vom Dauerfutter (als Art das Nachfutter) abweichende Gesamtentwicklungsdauer. Die Einwirkung des Nachfutters überwiegt die Nachwirkung des Vorfutters.

Kapitel V. Je ungünstiger ein Futter ist, desto mehr Häutungen werden notwendig. Bei gleichem Futter bewirkt schädigende Temperatur mehr Häutungen. Der Unterschied der Geschlechter in der Häutungszahl nimmt zu mit der Aufteilung der Raupen überhaupt auf verschiedene Endstadien. Er verstärkt sich bei gleichem Futter in schädigend hoher Temperatur. Das VI. Endstadium ist das bevorzugte Endstadium für beide Geschlechter, das V. bleibt vor allem den Männchen, das VII. den Weibchen vorbehalten. Als äußerste bisher nachgewiesene Fälle können Männchen das VIII., Weibchen das IX. Stadium erreichen. Die Höhe des Endstadiums beruht auf dem Zusammenwirken von Geschlecht, Umwelt und Konstitution. Ungunst der beiden letzten Faktoren bewirkt die Erhöhung, ebenso weibliches Geschlecht. Die Sterblichkeit merzt immer nur Tiere aus, die verhältnismäßig höhere Endstadien als die überlebenden Tiere erreicht hätten. Die Beeinflussung durch Umweltfaktoren endet frühestens im V. Stadium. Doch übt sie im späteren Raupenleben nicht mehr so starke Wirkung aus, da die Tiere inzwischen eine gewisse Disposition erworben haben.

Je ungünstiger ein Futter ist, um so weniger Eier werden von den einzelnen Weibchen im Durchschnitt erzeugt. In schädigend hoher Tem-

peratur verschärfen sich die Unterschiede zwischen den Futterarten. Das Maximum an legereifen Eiern wurde von einem Weibchen an Weißbirke in 22° erzielt und betrug 447 Eier, das Maximum an befruchtet abgelegten 434 Stück[1]). — Die Schlüpffolge der weiblichen Falter weist keine Beziehung zur Eizahl auf. — Mit ungünstigem Futter sinkt der Sexualindex. Bei gleichem Futter steigt er in schädigend hoher Temperatur.

Kapitel VI. Bei Raupensammlungen im Freiland wird u. a. die schnellere Entwicklung an Laubarten, ferner die Abwanderung von Buchen festgestellt. Durch Kontrolle des Kotfalls wird vor allem der frühere Abschluß der Raupenentwicklung an Eichen als an Kiefern ermittelt. — In Wahlversuchen wird von frischgehäuteten Raupen des Stadiums III das physiologisch günstigste Futter bevorzugt.

Kapitel VII. Die Versuchsergebnisse werden, soweit sie für Freilandverhältnisse von Bedeutung sind, mit diesen in Beziehung gebracht und praktische Schlußfolgerungen daran geknüpft.

IX. Schrifttum

Ambros, W., Einige specielle Untersuchungen und Beobachtungen während der Nonnenkontrolle im Jahre 1937. Centr. f. d. ges. Forstw. Bd. 64, 2, 1938.

Andersen, K. Th., Der Einfluß der Umweltbedingungen (Temperatur und Ernährung) auf die Eierzeugung und Lebensdauer eines Insekts *(Sitonea lineata)* mit postmetaboler Entwicklung und langer Lebenszeit. Z. f. angew. Ent. 20, 85—116, 1934.

Bergmann, R., Erfahrungen bei der Aufforstung ausgedehnter Nonnenfraßflächen unter besonderer Rücksichtnahme auf die Erzielung gemischter Bestände. Sudetend. Forst- u. Jagdzeitung 33, 121—126, 1933.

Brandt, Die Nonne in Kiefernbeständen. D. Förster 13, 527—528, 1931.

Brunn, G., u. Schwerdtfeger, F., Die Bestäubung der Nonne in der preußischen Staatsoberförsterei Fuhrberg. Forstw. Zentralbl. 53, 1931.

Eckstein, K., Die Nonne, ihre Lebensweise und Bekämpfung. Neudamm 1910.

— — Die Bewertung des Kotes der Nonnenraupe als Grundlage für die Feststellung ihres Auftretens und der zu ergreifenden Maßregeln. Allg. Forst- u. Jagdztg. 114, 5, 132—184, 1938.

Eidmann, H., Morphologische und physiologische Untersuchungen am weiblichen Genitalapparat der Lepidopteren, Teil II. Z. f. angew. Ent. 18, 57—112, 1931.

Escherich, K., Nonnenprobleme. Naturw. Z. f. Forst- u. Landw. Bd. 10, 1912.

— — Die Forstinsekten Mitteleuropas. Bd. I, 1914; Bd. III, 1931.

Friederichs, K., Die Kieferneule in Mecklenburg nebst Beobachtungen über die Nonne. Forst. Zentralbl. 53, 369—383 und 457—469, 1933.

Geisthardt, G., Über die ökologische Valenz zweier Wanzenarten mit verschiedenem Verbreitungsgebiet. Z. f. Parasitenkd. 9, 2, 151—102, 1937.

Grevillius, A. Y., Zur Kenntnis der Biologie des Goldafters. Bot. Centralbl. Beih. 18, 2, 223—322, 1905.

Heß, R., u. Beck, R., Der Forstschutz Bd. I, 1927.

Hofmann, Ch., Der Einfluß von Hunger und Lebensraum auf Wachstum und Fortpflanzung von Lepidopteren. Z. f. angew. Ent. 29, 1933.

[1]) Vgl. Anmerkung S. 435.

Janisch, E., Untersuchungen über die Ökologie und Epidemiologie der Nonne. I. Die Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Arb. Biol. Reichsanstalt 20, 3, 269—290, 1933 a.
— — Über die Konstanthaltung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit im biologischen Laboratoriumsversuch. Abderhaldens Handb. der biol. Arbeitsmeth. Abt. V, Teil 10, 1933 b.
— — Physiologische Grundlagen der Nonnenprognose. Anz. f. Schädlingskunde 12, 77—82, 1936.
— — Eine neue Pilzkrankheit bei Nonnenraupen. Arb. über physiol. u. angew. Ent. Berlin-Dahlem 5, 1, 1—20, 1938 a.
— — Das klimatische Optimum der Nonnenraupe. Mitt. aus Forstwirtsch. u. Forstwissensch. 3, 372—386, 1938 b.
— — Untersuchungen über den Massenwechsel von Schadinsekten. Z. f. Pflanzenkr. u. Pflanzensch. 9—11, 435—448, 1938 c.
Kalandadze, L., Beiträge zur Biologie einiger Forstschädlinge. Anz. f. Schädlingskunde 75—76, 1927.
Knoche, E., Nonnenstudien. Naturw. Z. f. Forst- u. Landw. 10, 85—135, 1912.
— — Schädling, Klima und Bekämpfung. Arb. Biol. Reichsanst. 16, 705—775, 1929.
Komárek, J., Die Nonnenkatastrophe in den Jahren 1917—1927. Rec. trav. Inst. rech. agron. Republ. Tschecosl. Prag 1931 (tschech.).
— — Wichtige Neubeobachtungen aus der Biologie der Nonne. Anz. f. Schädlingskunde 9, 77—82, 93—96, 130, 1933.
Krieg, H., Die Nonne im Kiefernwald. Forstarchiv 3, 349, 1927.
Leuthold, Fichtenkulturwald und Massenvermehrung der Nonne. Tharandter Forstl. Jahrb. 82, 53—81, 1931.
Maercks, H., Untersuchungen zur Ökologie des Kohlweißlings *(Pieris brassicae* L.). I. Die Temperaturreaktion und das Feuchtigkeitsoptimum. Z. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere 18, 5, 692—721, 1934.
— — Der Einfluß der Nahrung auf die Entwicklung der Nonnenraupe. Arb. über physiol. u. angew. Ent. Berlin-Dahlem 2, 3, 175—195, 1935.
Metzger, A., u. Müller, N. J., Die Nonnenraupe und ihre Bakterien. Münd. forstl. Hefte, Beih. 1895.
Meves, Nonnenkalamität in Schweden. Z. f. Forst- u. Jagdw. 532, 1901.
— — Bekämpfung der Nonne in Schweden. Centralbl. f. d. ges. Forstw. 30, 1—8, 1903.
Mosher, F. H., Food plants of the Gipsy Moth. America U. S. Dept. Agric. Bull. 250, 1915.
Nüßlin, O., u. Rhumbler, L., Forstinsektenkunde. Berlin 1927.
Petkoff, Der Einfluß des Futters auf die Entwicklungsdauer von Goldafter und Ringelspinner. VII. Int. Kongr. f. Ent., Zusammenf. d. Vortr. 123—124, 1938.
Pictet, A., L'influence de l'alimentation sur la détermination du sexe chez les Lépidoptères. Archives des Sciences physiques et naturelles 19, 1, 1905.
Prell, Über die Immunität von Fichten gegen Nonnenfraß und ihre Ursache. Tharandter forstl. Jahrb. 75, 58—71, 1924.
Rohmeder, E., Der Nonnenraupenfraß 1889/91 und der Wirbelsturm vom 14. Juli 1894 im Ebersberger Forst. Diss. München 1933.
Ruzicka, J., Die neuesten Erfahrungen über die Nonne in Böhmen. Centralbl. f. d. ges. Forstw. 50, 33, 159, 313, 1924.
Sedlaczek, W., Nonnenforschung in Österreich. Centralbl. f. d. ges. Forstw. 35 und 38, 145—164, 193—212, 242—261, 1909, 1912.
— — Einflüsse der Witterung auf die ortsweisen Lebenserscheinungen der Nonne. Centralbl. f. d. ges. Forstw. 41, 321, 1915.

Titschack, E., Untersuchungen über das Wachstum, den Nahrungsverbrauch und die Eierzeugung. II. *Tineola biselliella*. Z. f. wiss. Zool. 128, 3, 509—569, 1926.

Wachtl, F. A., Die Nonne. Wien 1907.

Wachtl, F. A., u. Kornauth, F. A., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie, Biologie und Pathologie der Nonne. Wien 1893.

Weißwange, Der Kampf gegen die Nonne. Neudamm 1924.

Wilke, S., Über die Bedeutung tier- und pflanzengeographischer Betrachtungsweise für den Forstschutz. (I. Dargestellt an *Lymantria monacha* L., *Ips typographus* L. und *Hylurgops glabratus* Zett.) Arb. Biol. Reichsanstalt 18, 583—675, 1931.

Will, J., herausg. von Wolf, M., Die wichtigsten Forstinsekten. Neudamm 1933.

Zederbauer, E., Klima und Massenvermehrung der Nonne. Mitt. forstl. Versuchsw. Österreichs 36, 1—19, 1911.

Zwölfer, W., Studien zur Ökologie, insbesondere zur Bevölkerungslehre der Nonne. Z. f. angew. Ent. 20, 1, 1—50, 1933.

— — Die Temperaturabhängigkeit der Entwicklung der Nonne und ihre bevölkerungswissenschaftliche Auswertung. Ibid. 21, 3, 334—384, 1934.

Lebenslauf

Als dritter Sohn des Syndicus Dr. Clemens Mayer und seiner Ehefrau Mina geb. Schuchard wurde ich am 7. Januar 1913 zu Berlin geboren. Nach dem Besuch einer Privatschule bezog ich Ostern 1922 das Bismarck-Gymnasium in Berlin-Wilmersdorf und legte daselbst Ostern 1931 die Reifeprüfung ab. Anschließend studierte ich nacheinander an den Universitäten Freiburg, Königsberg, Berlin, Graz und wieder Berlin Zoologie, Botanik und Geographie. Am 1. November 1933 trat ich in die SA ein. Im Frühjahr 1934 war ich 10 Wochen im Freiwilligen Arbeitsdienst. Die vorliegende Dissertation begann ich am 1. April 1936 in der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft zu Berlin-Dahlem.